

SÉRIE A, N° 1617.

N° D'ORDRE :

2483

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

J. GIROUX

Docteur en Pharmacie

Assistant de Pharmacie galénique à la Faculté.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES BIOLOGIQUES SUR LES ERICACÉES LANGUE-
DOCIENNES.

2^e THÈSE. — Proposition donnée par la Faculté :

LA FERMENTATION ALCOOLIQUE

Soutenues le

16 MAI 1936

devant la Commission d'examen.

MM. GUILLIERMOND, *Président.*

R. COMBES

PLANTEFOL

} *Examineurs.*

IMPRIMERIE CH. DÉHAN

5, Rue Vieille-Intendance

— MONTPELLIER —

1936

Bibliothèque A. n. 1017
N. d'origine
2153

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR EN SCIENCES

PAR

J. CIRIOUX

Docteur en Pharmacie

Assistant de Pharmacie galénique à la Faculté.

1. THÈSE — RECHERCHES BIOLOGIQUES SUR LES BACILLI LANGUE-
DOCTEURS.

2. THÈSE — Proposition donnée par la Faculté.

LA FERMENTATION ALCOOLIQUE

présentées le devant la Commission d'examen

M. GUILLERMOND, Président

R. GOMBERG, Rapporteur
PLANTIER, Secrétaire

IMPRIMERIE CH. DÉHAN
5, Rue Vieille-Infirmerie
MONTPELLIER

1922

SÉRIE A, N° 1617.

N° D'ORDRE :

2483

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

J. GIROUX

Docteur en Pharmacie

Assistant de Pharmacie galénique à la Faculté.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES BIOLOGIQUES SUR LES ERICACÉES LANGUEDOCIENNES.

2^e THÈSE. — Proposition donnée par la Faculté :

LA FERMENTATION ALCOOLIQUE

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. GUILLIERMOND, *Président.*

R. COMBES
PLANTEFOL } *Examineurs.*

IMPRIMERIE CH. DÉHAN

5, Rue Vieille-Intendance

===== MONTPELLIER =====

1936

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... MOLLIARD.

Doyen..... C. MAURAIN, Professeur, Physique du Globe.

Professeurs honoraires



{ H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
Émile PICARD.
Rémy PERRIER.

LÉON BRILLOUIN.
GOURSAT.
WALLERANT.
GUILLET.
PÉCHARD.
FREUNDLER.

AUGER.
BLAISE.
DANGEARD.
JANET
LESPIEAU.
MARCHIS.
VESSIOT.

PROFESSEURS

G. BERTRAND....	T	Chimie biologique.	M. JAVILLIER..	Chimie biologique.
M. CAULLERY. .	T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	L. JOLEAUD....	Paléontologie.
G. URBAIN.....	T	Chimie générale.	ROBERT-LÉVY...	Zoologie.
Émile BOREL....	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Jean PERRIN ...	T	Chimie physique.	Henri VILLAT..	T Mécanique des fluides et applications.
H. ABRAHAM....	T	Physique.	Ch. JACOB.....	T Géologie.
E. CARTAN.....	T	Géométrie supérieure.	P. PASCAL. . . .	T Chimie minérale.
M. MOLLIARD...	T	Physiologie végétale.	M. FRÉCHET....	T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
L. LAPICQUE....	T	Physiologie générale.	E. ESCALANON..	T Astronomie.
A. COTTON.....	T	Recherches physiques.	M ^{me} Ramart-Lucas..	T Chimie organique.
J. DRACH.....	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	H. BÉGHIN.....	T Mécanique physique et expérimentale.
Charles FABRY..	T	Enseignement de Physique.	Foch	Mécanique expérimentale des fluides.
Charles PÉREZ..	T	Zoologie.	PAUTHENIER....	Physique (P. C. B.).
Léon BERTRAND.	T	Géologie structurale et géologie appliquée.	De BROGLIE. . .	T Théories physiques.
P. PORTIER.....	T	Physiologie comparée.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
E. RABAUD.....	T	Biologie expérimentale.	P. JOB.....	Chimie générale.
M. GUICHARD....		Chimie générale.	LABROUSTE....	Physique du globe.
Paul MONTEL... T		Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	PRENANT	Zoologie.
P. WINTREBERT.	T	Anatomie et histologie comparées.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
L. BLARINGHEM.	T	Botanique.	BOHN.....	Zoologie (P. C. B.).
O. DUBOSCQ....	T	Biologie maritime.	COMBES.....	Botanique.
G. JULIA.....	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	GARNIER	T Calcul différentiel.
C. MAUGUIN... T		Minéralogie.	PÈRES.....	Mécanique des fluides.
A. MICHEL-LÉVY.	T	Pédrographie.	HACKSPILL.	Chimie (P. C. B.).
H. BÉNARD....	T	Mécanique expérimentale des fluides.	LAUGIER.....	Physiologie générale.
A. DENJOY.....	T	Calcul différentiel et calcul intégral.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
L. LUTAUD.....	T	Géographie physique et géologie dynamique.	M. CURIE.....	Physique (P. C. B.).
Eugène BLOCH..	T	Physique théorique et physique céleste.	G. RIBAUD....	T Hautes températures.
G. BRUHAT.....		Physique.	CHAZY.....	T Mécanique rationnelle.
E. DARMOIS....		Physique.	GAULT.....	Chimie (P. C. B.).
A. DEBIERNE... T		Radioactivité.	CROZE.....	Physique.
A. DUFOUR....	T	Physique (P. C. B.).	DUPONT.....	T Théories chimiques.
L. DUNOYER....		Optique appliquée.	LANQUINE.....	Géologie.
A. GUILLIERMOND	T	Botanique (P. C. B.).	VALIRON.....	Mathématiques.
			BARRABÉ.....	Géologie structurale et géologie appliquée.
			MILLOT.....	Zoologie (P. C. B.).
			F. PERRIN... .	Théories physiques.
			VAVON.....	Chimie organique.

Secrétaire..... A. PACAUD.

Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.

A M. R. COMBES

Professeur à la Sorbonne.

A M. J. BRAUN-BLANQUET

Directeur de la Station internationale de Géobotanique
Méditerranéenne et Alpine

HOMMAGE

de respectueuse gratitude.

J. G.

A M. A. ASTRUC

Doyen de la Faculté de Pharmacie de Montpellier
Membre correspondant de l'Académie de Médecine.

A M. A. JUILLET

Professeur à la Faculté de Pharmacie de Montpellier
Membre correspondant de l'Académie de Médecine

*que j'unis dans un même sentiment
d'affectueuse reconnaissance.*

J. G.

RECHERCHES BIOLOGIQUES

SUR LES

ÉRICACÉES LANGUEDOCIENNES

INTRODUCTION

L'être vivant, qu'il appartienne au monde végétal ou au règne animal, n'est, à un moment donné de son existence, que la résultante de l'interaction d'un ensemble de facteurs, les uns externes, les autres internes, ces derniers héréditaires ou acquis. Dès lors son étude doit tendre à accumuler, à interpréter et à relier entre eux, non seulement des renseignements morphologiques et anatomiques, mais encore des données physiologiques et écologiques. Ce sont ces principes fondamentaux de la biologie qui nous ont guidé dans l'orientation de nos recherches.

On s'est fort occupé, ces dernières années, de l'étude de la concentration des liquides extraits des feuilles des végétaux, car, indirectement, on espérait y trouver, dans une certaine mesure, le mécanisme de l'adaptation des espèces à un climat et à une région donnés. BRAUN BLANQUET et WALTER (1931), construisant les premiers, à notre connaissance, des courbes annuelles de variations de la pression osmotique, ont pu montrer les relations étroites existant entre l'abaissement cryoscopique des sucs de tissus (1) et la quantité d'eau disponible dans un végétal. Toutefois il restait évident, et ces auteurs ne l'ont

(1) Nous préférons l'appellation de « suc de tissus » à celle de « suc cellulaire » susceptible, selon nous, de prêter à confusion, car employée dans un sens différent par les cytologistes.

jamais nié, que les fluctuations des substances en dissolution dans la cellule devaient avoir, elles aussi, leur répercussion. D'ailleurs en 1913, DIXON et ATKINS attribuaient déjà les variations de la pression osmotique non pas seulement au facteur eau, mais surtout aux fluctuations que subissent les hydrates de carbone solubles. Depuis, plusieurs savants, AKERMANN (1927), TUMANOV (1930), FUCHS (1932), MUDRA (1932), CONSTANTINESCU (1934), etc..., étudiant l'influence du froid sur les végétaux, ont été amenés à constater une augmentation de la teneur en glucides du suc extrait des feuilles corrélative de l'élévation de la pression osmotique.

S'occupant plus spécialement des variations de la concentration des sucs de tissus, M^{me} MONNIER-DUMONT (1932), arrive aux mêmes conclusions, ainsi que STEINER (1933), qui étudie les variations des glucides chez les végétaux, mais cet auteur constate à la fin de son travail que « dans certains cas il faut attribuer, semble-t-il, à d'autres substances un rôle régulateur dans la pression osmotique ».

Il est certain, en effet, qu'on ne peut rejeter *a priori* l'action des substances minérales, des acides et même des matières azotées ; ce dernier point d'ailleurs, avait, dès 1931, attiré l'attention de M. R. COMBES, qui écrivait à cette époque à M. BRAUN-BLANQUET :

« Dans le cas de plantes qui présentent une forte montée de la courbe de pression osmotique, suivie d'une descente, il se peut, comme vous le pensez, que la transpiration et l'évaporation interviennent, mais il est nécessaire de le *démontrer* et de *préciser dans quelle mesure*.

... Mais de plus, je pense que si ces phénomènes interviennent, ils ne sont pas les seuls. Mon opinion est basée sur les importantes dénivellations de la courbe, et sur la forme de cette courbe ; elle ressemble en effet à une courbe schématisant une protéolyse suivie d'une protéogénèse ou une glucidolyse suivie d'une glucidogénèse ».

Rechercher et analyser les causes des variations saisonnières et journalières de la pression osmotique chez les végétaux, tel

était donc le but primitif de ce travail, et c'est avec cette ambition que nous avons entrepris l'étude des Ericacées languedociennes, dont une au moins nous était déjà familière (GIROUX, 1934).

Mais cette étude devait bientôt poser d'autres problèmes et nous amener à modifier et à élargir singulièrement notre plan primitif.

Si l'on excepte en effet *Calluna vulgaris* L. Salisb., espèce euro-sibérienne, uniquement localisée, dans notre région, sur quelques points siliceux, toutes les Ericacées du Bas-Languedoc appartiennent aux deux genres *Erica* et *Arbutus*. Or la morphologie foliaire des espèces composant ces deux genres est nettement différente. Dans le genre *Arbutus* les feuilles sont larges, étalées; les espèces du genre *Erica* au contraire possèdent des feuilles petites, enroulées sur elles mêmes et du type éricoïde parfait.

Si d'autre part l'on considère la tendance actuelle de la biologie en France qui, avec les travaux de MOLLIARD, R. COMBES et leurs élèves, s'oriente vers l'étude de l'influence du métabolisme sur la construction des formes, il devenait bien tentant d'essayer de suivre d'un peu plus près le comportement physiologique de ces végétaux et d'en chercher les rapports possibles avec leur morphologie.

Aussi ce travail débute-t-il par une étude, succincte sans doute, mais suffisante pour le but poursuivi, de la morphologie et de l'anatomie des espèces considérées.

Dans la partie consacrée à la physiologie, et afin de démêler les causes principales qui font varier la concentration du suc extrait des tissus foliaires, nous avons effectué, à chaque stade du développement, en même temps que la mesure de la pression osmotique, des déterminations relatives au poids de la substance sèche, à la teneur des tissus en matières minérales solubles et insolubles, en glucides réducteurs et non réducteurs, en acides et en substances azotées.

Nous avons également suivi les variations de la transpiration foliaire, celles de la résistivité et du pH des sucs de tissus.

Cet ensemble de données devait nous permettre, dans notre esprit, d'expliquer, dans une certaine mesure, quelques-unes des particularités biologiques de nos *Ericacées*.

Mais peut-on comprendre les réactions d'un organisme en le séparant de « son passé » et de « son milieu » ?

Un végétal n'est-il pas un complexe qui réalise à un moment donné de son existence, un ensemble de conditions physiologiques héréditaires et acquises ?

Pour la morphologie et l'anatomie de l'espèce, le facteur héréditaire l'emporte, et il fixe d'autant plus son empreinte que la famille est plus ancienne ; les facteurs externes n'agissent que lentement, progressivement sur les caractères anatomiques et morphologiques.

Les fonctions physiologiques au contraire, suivent, presque pas à pas, les variations incessantes de la multitude des influences du milieu. Toutefois, il faut se garder, même dans ce cas, d'oublier le rôle joué par le facteur héréditaire, si difficile qu'il soit souvent d'en préciser l'importance.

Ces considérations nous ont amené à faire précéder l'étude morphologique et anatomique d'un résumé des caractères génotypiques de chacune des espèces et, d'autre part, à étudier les conditions sociales, climatiques et même microclimatiques influençant nos *Ericacées* au moment de chaque prélèvement et de chaque mesure.

Et notre souci constant fut précisément d'opérer dès qu'il était possible, et en particulier d'effectuer les mesures de transpiration, dans *la nature*, au lieu même d'habitat des végétaux étudiés, déterminant, simultanément à chaque expérience, les valeurs des facteurs microclimatiques tels que la température, l'intensité lumineuse, le degré hygrométrique de l'atmosphère à l'endroit considéré, afin de préciser les conditions biologiques de la plante (1).

Si nous avons plus particulièrement étudié trois espèces : *Erica multiflora* L., *Arbutus Unedo* L., *Arbutus Andrachne* L.,

(1) Afin d'éviter l'influence du vent et des nuages, nous avons toujours opéré par journées parfaitement ensoleillées et calmes.

opérant en des lieux différents et dans des conditions d'expériences variables, nos recherches ont porté également sur *Erica arborea* L. et *Erica scoparia* L. De plus, et comme termes de comparaison, nous nous sommes adressé à des végétaux appartenant à des familles diverses, soit dans la strate herbacée, soit dans la strate arbustive, les uns à feuilles persistantes, les autres à feuilles caduques.

Restait le choix du lieu de nos prélèvements, car ce travail, plus que tout autre, exigeait des conditions précises d'expérimentation.

BRAUN-BLANQUET ayant montré que les espèces *caractéristiques* (1) trouvent dans leurs *associations* l'optimum de conditions favorables à leur développement, toutes les espèces, sauf *Arbutus Andrachne*, ont été choisies dans leurs associations naturelles; *Arbutus Andrachne* n'est pas spontané, mais introduit dans la région languedocienne, il devenait donc intéressant de suivre son adaptation, et c'est la raison pour laquelle nous l'avons étudié.

Les prélèvements ont été faits pour *Erica multiflora* à Fontfroide (7 kilomètres de Montpellier), commune de Montferrier, dans un endroit parfaitement ensoleillé, au milieu de l'association typique à *Rosmarinus officinalis* et *Lithospermum fruticosum* sur sol calcaire. D'autre part, nous avons rencontré, côte à côte sur terrain siliceux, à Mezouls (12 kilomètres de Montpellier), commune de Mauguio, toutes les autres Ericacées, c'est-à-dire : *Arbutus Unedo*, *Erica arborea*, *Erica scoparia*, et même *Arbutus Andrachne* planté en cet endroit il y a un siècle.

Ce lieu est ombragé : c'est en effet un bois composé de Chênes verts (*Quercus Ilex*), avec quelques Chênes pubescents (*Quercus pubescens*) et de rares Pins pignons comme balivaux, provenant d'anciennes plantations.

(1) Pour les termes et conceptions phytosociologiques que l'on pourra rencontrer dans ce travail, nous renvoyons aux deux ouvrages suivants :

BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD. — *Vocabulaire de Sociologie végétale*. Montpellier (3^e édition) 1928.

BRAUN-BLANQUET — *Plant Sociology*. Mc. Graw. Hill Book Co, éd. New-York and London 1932.

Pour compléter cette étude et avec l'espoir de saisir les réactions des végétaux étudiés aux multiples influences de la station, des prélèvements ont été effectués sur des pieds d'*Erica multiflora*, *Erica arborea*, *Arbutus Unedo* situés encore dans leurs associations, mais dans d'autres localités (Montarnaud, Murviel).

Enfin recherchant des conditions de vie extrêmes, nous avons expérimenté sur des pieds d'*Erica multiflora*, *Arbutus Unedo* et *Arbutus Andrachne* plantés dans une propriété privée aux environs de Montpellier (Campagne « Les Pommettes », quartier de l'Aiguelongue).

Les résultats obtenus au cours de ces recherches seront exposés dans l'ordre suivant :

I. — MORPHOLOGIE COMPARÉE.

1. *Caractères génériques.*
2. *Caractères spécifiques.*

II. — ANATOMIE COMPARÉE.

1. *Caractères génériques.*
2. *Caractères spécifiques.*

III. — RECHERCHES ÉCOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES.

1. *Le Milieu.*
2. *Variations des principaux constituants cellulaires.*

A) *L'eau.*

- a) Etude des feuilles (organes entiers) et des sucs de tissus.
- b) La transpiration foliaire.

B) *La substance minérale*

- a) Etude des feuilles (organes entiers) et des sucs de tissus.
- b) La conductivité des sucs de tissus.

C) *La substance organique.*

- a) Les glucides solubles.
- b) Les acides libres et demi-combinés.
- c) Les substances azotées.
- d) Le pH des sucs de tissus.

3. *Variations de la pression osmotique : leurs relations avec celles des constituants cellulaires.*

*
* * *

L'élaboration et la rédaction de ce travail m'ont été facilitées par les conseils de Maîtres éminents que je tiens à remercier ici.

M. le Professeur COMBES le premier, a droit à toute ma gratitude ; il a bien voulu, en effet, malgré les multiples exigences de son enseignement à la Sorbonne, diriger la partie physiologique de cette thèse et me faire profiter de sa large expérience dans un domaine où ses travaux font particulièrement autorité. L'accueil qu'il me réserva dans son laboratoire est de ceux qu'on n'oublie pas.

L'expression de ma reconnaissance s'adresse encore à M. le Professeur GUILLIERMOND, membre de l'Institut. Déjà au cours d'un précédent travail il m'avait aidé de ses précieux conseils, il me donne aujourd'hui une nouvelle marque de sa bienveillance en me faisant le grand honneur de présider mon jury.

Je remercie M. le professeur PLANTEFOL de l'intérêt qu'il a bien voulu témoigner à mon travail et de l'exquise urbanité avec laquelle il m'a reçu en son laboratoire.

M. BRAUN-BLANQUET a été l'instigateur et le guide de ces recherches. Pendant près de cinq ans, il m'a fait profiter de ses vastes connaissances, m'apprenant à observer, à comprendre et à aimer la Nature. Je n'oublierai jamais tout ce que je lui dois et c'est pour moi un agréable devoir que d'écrire son nom en tête d'un travail que j'aurais voulu digne de lui.

A la Faculté de Pharmacie, depuis de longues années, M. le Professeur JULLET me prodigue son temps et me fait bénéficier de ses dons incomparables d'éducateur. Son influence sur mon

esprit a été prépondérante. Je n'essaierai pas d'exprimer longuement la gratitude et l'affection respectueuses que j'ai et conserverai toujours pour ce Maître si cher ; aussi bien est-il des sentiments qu'on ne saurait traduire.

M. le Doyen ASTRUC m'a fait tout récemment le grand honneur de me choisir comme Assistant et déjà j'ai pu apprécier sa haute valeur scientifique et sa grande bonté naturelle. Mon plus vif désir est de mériter par mes efforts et mon dévouement la confiance qu'il a bien voulu me témoigner et qui, toujours, fut pour moi un précieux stimulant.

M. le Professeur CANALS n'a cessé depuis le début de mes études de me porter l'intérêt le plus bienveillant ; qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma très vive gratitude.

Ce travail m'a été rendu agréable par la sympathie de deux amis très chers, MM. L. ASTRUC et J. SUSPLUGAS, que j'unis dans un même sentiment de reconnaissance et d'inaltérable affection.

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE

CHAPITRE PREMIER

Caractères des genres *Erica* et *Arbutus*

Le genre *Erica* L. — *Bruyère*.

Si les auteurs s'accordent, en général, à faire dériver le terme *Erica* du grec « ερείκειν », *briser*, l'interprétation qu'ils en donnent varie quelque peu. L'abbé COSTE y voit une allusion à la fragilité des rameaux ; MÉRAT et DE LENS, par contre, nous disent : « Comme la plupart des espèces de ce genre croissent dans les lieux stériles on donne pour étymologie de leur nom ερείκειω, *je romps*, parce qu'elles écartent les pierres pour végéter, ce qui leur fait accorder la propriété de diviser et de désunir celles de la vessie, par une sorte d'équivoque ».

L'on sait, en effet, depuis KAWALIER (1852), que l'*Arctostaphylos Uva-Ursi* Spreng. doit ses propriétés à un glucoside, l'*arbutoside*, retrouvé depuis dans une dizaine d'Ericacées, glucoside qui est un excellent diurétique ; certaines espèces du genre *Erica* (*E. carnea*, *cinerea*, etc...) sont couramment employées en médecine populaire sous le nom « d'herbes à la gravelle ».

Synonymie. — Nous avons indiqué dans un précédent travail (J. GIROUX, 1934) les nombreuses vicissitudes subies par la famille des Ericacées, aussi bien pour la subdivision de cette famille en tribus que pour sa place en Systématique ; nous retrouvons là encore, et en particulier pour le genre *Erica*, une histoire assez compliquée, soulignée par une synonymie particulièrement touffue. En effet, toutes les espèces de ce genre sont très proches par la morphologie florale, et déjà DE CANDOLLE, dans son « Prodrôme », qualifiait le genre *Erica* « vastum, pulcherrimum, polymorphum, sed characteribus certis ».

Nous devons le genre *Erica* à TOURNEFORT (1694), il a été ensuite repris par LINNÉ (*Monogynia Octandria*) (1735).

Le terme d'*Erica* est synonyme de *Lopharina* (NECKER) (1790). GRAY (1821) rapporte au genre *Erica* les genres *Eremocallis* et *Gypsocallis* Salisb., DON (1834) les genres *Callita*, *Ceramia*, *Chona*, *Dasyanthes*, *Desmia*, *Ectasis*, *Eriodesmia*, *Eurylepis*, *Euryloma*, *Eurystegia*, *Lamprotis*, *Lophandra*, *Octopera*, *Pachysa*, *Syringodea*.

De même, les genres *Microtrema* Klotzsch (1838) et *Arsace* Fourr. (1869) sont synonymes du genre *Erica*, et KUNTZE (1891) indique que toutes les espèces du genre *Ericodes* Moehr. doivent être homologuées aux espèces correspondantes du genre *Erica*.

Par contre, de nombreuses plantes étiquetées autrefois sous le terme *Erica* en sont actuellement distinguées. C'est ainsi que les auteurs du « Dictionnaire des Sciences naturelles » (1816, p. 386) ont pu écrire : « le nom de Bruyère, donné au genre de plantes qui l'a conservé jusqu'à nos jours (*Erica*), a été encore consacré, par DODON, MATHIOLE et L'ECLUSE, à des plantes d'un genre bien différent, telles que l'*helianthemum coridifolium* L. appelé *chrysanthemos* ou bruyère à fleur couleur d'or de DODON ; le *vaccinium oxycoccus* L. appelé par le même auteur : bruyère portant fruit ou *erica baccifera* ; l'*empetrum album* L. appelé par MATHIOLE *erica baccifera*, enfin l'*empetrum nigrum* L. appelé par L'ECLUSE *erica prima* ».

Localisation géographique du genre Erica. — Le genre *Erica*, qui comprend environ 400 espèces, habite l'Europe, la région méditerranéenne, l'Afrique australe. Mais sa patrie d'origine, et de nos jours encore son lieu de prédilection, est incontestablement la région du Cap, où, tant par la diversité des espèces que par le nombre souvent prodigieux des individus, il caractérise la végétation. Cette région serait d'ailleurs le berceau d'une grande partie de la famille des Ericacées, mais ses représentants auraient émigré à la période tertiaire : on retrouve en effet de nombreuses Ericacées fossiles dans le Crétacé.

Par contre, il n'y a que très peu d'espèces du genre *Erica* en Asie.

En Europe, il n'existe guère qu'une dizaine d'espèces du genre *Erica*, mais là encore on les rencontre souvent en nombre considérable, si bien qu'elles déterminent le caractère de la végétation (un bon exemple nous est fourni par *Erica multiflora* L. dans les garigues languedociennes). C'est que les graines, petites, sont très souvent disséminées par les oiseaux, et même par le vent.

De leur origine les espèces du genre *Erica* ont conservé des caractères primitifs de xérophilie, dont l'aspect éricoïde des feuilles est peut-être le plus typique.

Caractères génériques. — DE CANDOLLE, dans le « Prodrôme » (t. VII, p. 613) donne une description minutieuse de ce genre : « Calyx aequalis v. imbricatus, quadripartitus, v. rariùs quadrididus. Corolla hypogyna tubulosa, hypocrateri-morpha, urceolata, campanulata, v. globosa, limbo brevi rariùs maximo quadridido, connivente, erecto, patente v. revoluta. Stamina 8, rariùs 6-7, disco hypogyno glanduloso inserta. Filamenta libera rarissime submonadelphae. Antherae inclusae v. exsertae, terminales, ad insertinè filamenti appendicibus duabus aristatae v. cristatae, v. omnino muticae, poro orbiculari v. oblongo v. rima longitudinali dehiscentes. Ovarium quadriloculare rariùs (in *E. concinnà* nec in *E. Bergianà*) 8 loculare, loculis 2- ∞ ovulatis. Stylus filiformis. Stigma obtusum, capitatum, v. peltato, dilatatum saepè breviter 4-lobum. Capsula 4-rariùs 8-locularis, loculicidé quadrivalvis dissepimentis demùm fissis partim valvulis, partim columellae adhaerentibus. Semina placentis axilibus affixa, ovoidea v. compressa, testà adhaerente reticulata laeviuscula v. nitida, rariùs in membranam tenuem expansa. — Frutices Europaei v. maximà parte Austro-Africani, rigiduli ramosissimi; rariùs flaccidi. Folia saepissimè linearia, acerosa, marginibus omninò revolutis et sub folio cohaerentibus paginam inferiorem veram omninò occultantibus, nonnumquam latiora paginà inferiore plùs minùsve evidente, rariùs omninò plana, verticillata v. rariùs alterna v. sparsa. Flores in pedicellis unifloris axillares, v. terminales, solitarii, verticillati, capitati v. umbellati, ple-

rumque cernui. Bracteae in pedicello saepissimè tres, 2 oppositis, tertià infrà sità rariùs deficiente. »

Le genre *Erica* est caractérisé ainsi que les genres *Calluna* et *Dabæcia*, par des fleurs *tétramères*, mais il se différencie par une corolle *persistante et plus longue que le calice*. Le calice est herbacé ou coloré et la corolle urcéolée ou campanulée; les pétales sont soudés.

Les étamines, au nombre de huit, obdiplostémonées, ont leurs filets libres ou légèrement soudés à la base; les anthères se terminent en général par deux appendices caudiformes. Les grains de pollen sont en tétrades, comme c'est la règle chez les Ericacées; toutefois chez *Erica stricta* ils sont simples.

L'ovaire supère se continue par un style filiforme à stigmate en tête ou en bouclier, inclus ou saillant hors de la corolle. Les ovules sont anatropes, à nucelle mince, unitegminés, comme chez la plupart des Ericacées; la placentation est centrale.

Le fruit est une capsule loculicide à quatre loges polyspermes, et s'ouvrant par quatre valves.

Les graines sont brunâtres, petites, trigones et chagrinées.

Les fleurs sont purpurines, blanches ou verdâtres — généralement en grappes terminales.

Elles fleurissent très tôt, au printemps ou même parfois en hiver. C'est le cas pour *E. multiflora*, *E. umbellata*, *E. australis* et l'on peut, après certaines journées chaudes, rencontrer, dans les vallées des Alpes, au mois de décembre ou janvier, *Erica carnea* en pleine floraison.

Les feuilles persistantes (1-2 ans), petites, aciculées, sont le plus souvent verticillées. Très nombreuses, elle sont enroulées sur leurs bords et répondent toujours au type « éricoïde » parfait.

Les espèces du genre *Erica* sont des arbrisseaux et sous-arbrisseaux chez lesquels la ramification monopodiale est de règle.

Toutes ces bruyères sont de très jolis arbrisseaux et, « par leur verdure persistante, nous dit DUMONT-COUSSET, leur végétation presque continuelle, un petit feuillage léger, les couleurs et l'élégance de leurs fleurs, elles sont bien faites pour décorer nos jardins et nos serres. Les unes parent le triste hiver en

répandant encore quelques rayons de la beauté de la nature ; les autres, en annonçant son réveil, nous préparent à la jouissance des beaux jours ». (in *Dict. Sc. nat.*, p. 389).

Le genre *Arbutus* L. — *Arbousier*.

Des auteurs font dériver le terme *Arbutus* du mot celtique : *arbois*, fruit raboteux, tandis que d'autres, avec plus de vraisemblance, le considèrent comme un diminutif du latin *arbo* : les arbousiers étant, en effet, de « petits arbres ».

Quoi qu'il en soit, ce genre est bien moins important que le précédent, puisqu'il ne comprend que 25 espèces, dont une seule, l'*Arbutus Unedo* L., est spontanée en France.

Synonymie. — Son histoire est d'ailleurs également beaucoup plus simple.

Créé lui aussi par TOURNEFORT (1694), le genre *Arbutus* est rangé par LINNÉ (1733) dans le premier ordre (*Monogynia*) de la classe 10 (*Décandria*). Il est donc nettement séparé du genre *Erica* (*Octandria*) et il le sera successivement par DESVEAUX (1817) et LINK (1824) jusqu'à DE CANDOLLE (1839), qui le réunit, avec les Andromédées, les Ericées et les Rhodorées, dans la famille des Ericacées.

Synonyme du genre *Unedo* créé par HOFFMANSEGG et LINK (1809), il a été confondu, par contre, très souvent et pendant longtemps avec le genre *Arctostaphylos*. Il est vrai que ces deux genres sont très proches, puisqu'ils ne se différencient que par leurs fruits (baies lisses et loges de l'ovaire uniovulées chez *Arctostaphylos*). C'est ainsi que l'*Arbutus officinalis* cité par BOISSIER dans sa flore de l'Orient n'est autre que l'*Arctostaphylos Uva-Ursi* Spreng. ; il en est de même pour l'*Arbutus acerba* de GILBERT, l'*Arbutus buxifolia* de STOKES, l'*Arbutus procumbens* de SALISBURY qui, tous, doivent être homologués à l'*Arctostaphylos Uva-Ursi* Spreng. Citons encore l'*Arbutus alpinus* Linné, qui est aujourd'hui nommé *Arctostaphylos alpina*, et l'*Arbutus discolor* Hook., synonyme d'*Arctostaphylos arguta*.

Localisation géographique. — Le genre *Arbutus* est localisé

dans les régions tempérées et froides de l'hémisphère boréal et de l'Amérique tropicale.

On en rencontre, en effet, 5 espèces dans la région méditerranéenne et en Orient, une au Chili et les autres sur les territoires nord-américains.

Caractères génériques. — Voici les caractères attribués par DE CANDOLLE au genre *Arbutus* ("Prodrome", t. VII, p. 581).

« Calyx 5-partitus. Cor. globoso-aut ovato-urceolata 5-dentata, dentibus obtusis reflexis. Stam. 10 inclusa, filam. imo corollae tubo insertis, antheris compressis apice biporosis dorso infrà apicem affixis ibique biaristatis, aristis reflexis. Ovaricum disco hypogyno impositum aut semi-immersum, 5-locul. loculis polyspermis, placentis centralibus pendulis. Stylus 1. Stigma obtusum. Bacca globosa, plus minùs granulato-tuberculosa, rariùs laevis, 5 locul. loculis polyspermis. — Arbusculae aut frutices. Folia alterna coriacea perennantia petiolata ovata aut oblonga integerrima aut dentata. Racemi terminales saepiùs paniculati bracteati. Flores pedicellati. Cor. albae aut carneae. In plurimis speciebus corollae casu monstrosae ferè pentapetae aut 5-lobae evadunt ».

Nous voyons donc que dans le genre *Arbutus* la fleur est *pentamère*.

Le calice, à 5 lobes, petit, disciforme, est persistant. La corolle caduque, urcéolée, globuleuse, est blanche ou rose et se termine par 5 dents réfléchies.

Les étamines, au nombre de 10, incluses, sont insérées avec la corolle sur un disque hypogyne ; les anthères sont pourvues de 2 longs appendices filiformes recourbés.

L'ovaire libre, se continue par un style lui-même terminé par 1 stigmate. Il devient charnu et se transforme en une baie indéhiscence à 5 loges multiséminées. Ce fruit est très souvent comestible.

Les fleurs courtement pédonculées sont associées en grappes terminales, les feuilles sont alternes, planes, persistantes ou caduques, parfois dentées sur les bords.

Les espèces du genre *Arbutus* sont des arbustes et arbrisseaux dressés, ou encore des sous-arbrisseaux rampants, dont les feuilles sont fréquemment utilisées en médecine populaire comme astringents, en raison de leur richesse en tanin.

CHAPITRE II

Caractères des Ericacées languedociennes

A. — Espèces appartenant au genre *Erica*

Parmi les Ericacées languedociennes appartenant au genre *Erica*, seule *E. multiflora* se cantonne exclusivement dans la région méditerranéenne, sans en dépasser les limites : elle est dite pour cette raison : eu-méditerranéenne. *E. arborea* L. et *E. scoparia* L. sont sub-méditerranéennes : ces espèces, en effet, sont fréquentes dans la région méditerranéenne, mais on les rencontre également en dehors de cette région. Enfin *E. cinerea* L. est une espèce atlantique qui n'existe qu'à l'état isolé dans le Bas-Languedoc.

Nous commencerons cette étude par la description d'*Erica multiflora* (1).

***Erica multiflora* L. — Bruyère à fleurs nombreuses.**

Synonymie. — *Erica multiflora* L. a pour synonymes *Gypsocallis multiflora* Don, *Erica umbellifera* Lois., *Erica umbelliflora* C. Koch, *Erica dianthera* Moench.

Par contre on doit distinguer cette espèce d'*Erica multiflora* Bivona, homologuée depuis avec *Erica peduncularis* Salisb. De même *Erica multiflora* décrite par DECAISNE en 1833, n'était en réalité, que *Erica verticillata* Forsk., et *Erica multiflora* Hudson, a été confondue avec *Erica vagans* L.

(1) Nous avons déjà donné (J. GIROUX, 1934) les caractères morphologiques et anatomiques d'*Erica multiflora*, toutefois nous avons cru devoir les résumer ci, afin de conserver à ce travail son caractère d'unité.

Localisation géographique.— *Erica multiflora* est une espèce eu-méditerranéenne, que l'on rencontre dans le sud de la France, en Italie, en Grèce, dans l'Afrique du Nord, en Espagne sur les sols rocailleux et *fortement calcaires*. Ce fait est intéressant à souligner, car *Erica multiflora* L. est une des rares Ericacées véritablement calcicoles. On la trouve d'ordinaire sur des marnes bigarrées, associée au *Rosmarinus officinalis* L. et au *Lithospermum fruticosum* L. Ces marnes peuvent être recouvertes d'une quantité assez importante de terre fine (20 à 40 cm). très perméable et très riche en calcaire, mais le plus souvent il n'existe qu'un revêtement pierreux, la terre arable ayant été enlevée à la surface par le ruissellement.

Dans l'Hérault, pour LORET et BARRANDON (2^e édit. 1887) *Erica multiflora* est assez rare. Cette espèce a dû se développer considérablement depuis cette époque, car elle est actuellement très commune sur toutes les collines arides des environs de Montpellier, et en particulier entre St-Paul Valmalle et Gignac, à Murviel et St-Guilhem-le-Désert, à Bel-Air, Montarnaud, etc...

Peut-être l'extension de cette espèce a-t-elle subi un développement analogue à celui que présente dans ces mêmes régions *Diplotaxis erucoides* DC. (A. JUILLET et M^{lle} N. ALLEMANDET 1935), mais par le retour à l'état de nature de nombreuses terres autrefois cultivées.

Caractères spécifiques. — *Erica multiflora* est un sous-arbrisseau (Pl. I) de 20 à 80 cm. de haut, dont l'enracinement est assez étendu, mais peu profond (40 à 50 cm.), il possède des feuilles éricoïdes typiques et des fleurs roses ou blanches, qui s'épanouissent du mois d'octobre (exceptionnellement août) jusqu'au mois de décembre.

Les racines sont tourmentées et noirâtres. Les tiges brun-clair, mouchetées de gris, sont glabres, légèrement tortueuses mais dressées ; l'écorce des rameaux anciens se détache par plaques.

Les feuilles verticillées par 4-6 sont étroites, la largeur ne dépasse pas en général 2 millimètres ; elles sont longues de 8 à

10 millimètres, glabres, luisantes, assez épaisses et obtuses au sommet ; la face inférieure présente un sillon blanchâtre.

Au sommet des rameaux, les fleurs sont réunies en grappes compactes. Les pédoncules des fleurs, filiformes, une à quatre

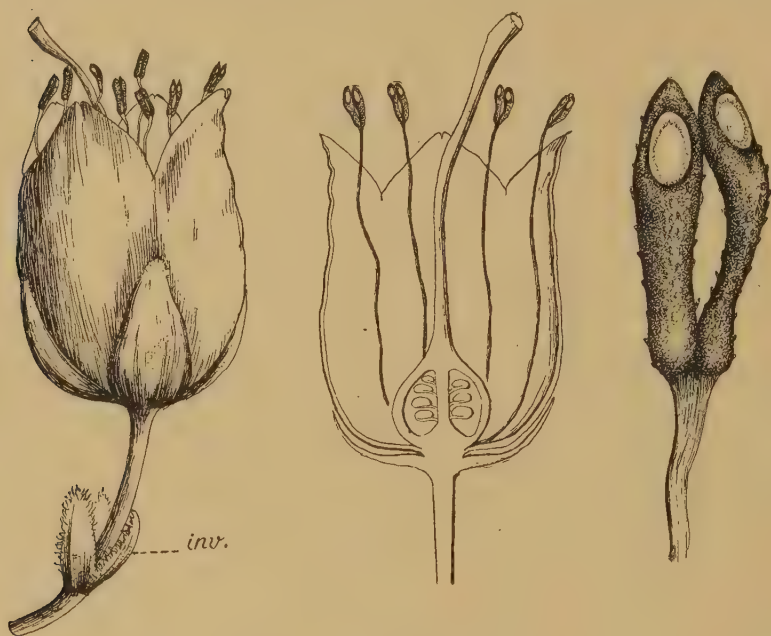


Fig. 1. — *Erica multiflora* L.

Fleur entière et coupe longitudinale (Gross^e = 8). Etamine (Gross^e = 60).

fois aussi longs que la corolle portent au tiers inférieur, un involucre composé de trois folioles frangées de poils (Fig. 1).

Le calice atteint presque la moitié de la longueur de la corolle, il est profondément divisé en quatre sépales légèrement obtus au sommet et présentant la même pigmentation que les pétales.

La corolle en forme de cloche allongée, mesure environ 5 millimètres et demi de hauteur ; elle est formée de quatre pétales soudés sur presque toute leur longueur.

L'androcée comprend huit étamines qui dépassent nettement la corolle ; les anthères finement pubescentes, à déhiscence poricide et dépourvues d'appendices sont portées sur de longs



Planche I

***Erica multiflora* L.** ou « Bruyère à fleurs nombreuses ».

filets grêles ; les deux sacs polliniques ne sont soudés qu'à la base.

Le gynécée est formé par quatre carpelles avec, dans chaque carpelle, trois à quatre ovules anatropes à placentation centrale. Le style dépasse longuement les étamines.

Le fruit est une capsule glabre.

Cette espèce très ornementale fait partie du décor des gariques languedociennes ; elles est souvent cultivée.

Erica arborea L. — Bruyère arborescente.

Synonymie. — *Erica arborea* décrite par LINNÉ, est synonyme de *Erica caffra* du même auteur. Elle doit être confondue avec *Erica elata* Hoffmg. et Link, *Erica acrophya* Fresen., *Erica scoparia* Thunb., *Erica scoparia* C. Koch.

Par contre *Erica arborea* décrite par BROTERO a été homologuée depuis avec *Erica hispidula* L., tandis que l'*Erica arborea* Thunb. est appelée aujourd'hui : *Erica strigosa* Aiton.

Localisation géographique. — *Erica arborea* est une espèce sub-méditerranéenne : en effet, cette espèce n'est pas uniquement localisée dans la région méditerranéenne ; toutefois elle ne la dépasse guère puisque sa limite septentrionale serait en Europe à Chiavenna, petite localité frontière entre l'Italie et la Suisse.

Elle vit d'ordinaire dans des régions à précipitations atmosphériques abondantes, en général sur des terrains siliceux, bien qu'elle ne soit pas absolument calcifuge.

On la rencontre dans l'Europe méditerranéenne, en Espagne, aux îles Canaries, dans l'Afrique du Nord, en Asie Mineure, en Grèce, en Italie et en Corse.

En France, elle existe dans le Midi, sur les coteaux arides, en général dans les bois de *Quercus Ilex*. Elle n'est qu'à l'état isolé dans les bois de *Quercus sessiliflora* et de Châtaigniers. On la trouve encore en Lozère, dans l'Aveyron et le Tarn, amenée sans doute par les courants aériens qui remontent les pentes de l'Aigoual après avoir balayé la région languedocienne.

Aux environs de Montpellier, elle est abondante à Murviel,

Montarnaud et on la rencontre ensuite dans quelques localités, en particulier entre St-Paul Valmalle et Gignac, à Mezouls, etc... Elle fleurit de mai à juillet.



Fig. 2. — *Erica arborea* L.

Fleur entière et coupe longitudinale (gross* = 10).
Etamine (gross* = 50)



Planche II

Erica arborea L. ou « Bruyère arborescente ».

Caractères spécifiques. — *Erica arborea* L. (Pl. II) est un arbrisseau de 1-3 mètres de haut, assez profondément enraciné, à tiges dressées, très rameuses ; les jeunes rameaux couverts de poils, prennent un aspect blanchâtre, les rameaux anciens sont plus ou moins bigarrés, la partie externe de l'écorce se détachant par lambeaux.

Les feuilles, verticillées par 3-4, longues de 3-7 mm. glabres, linéaires, étroites, sont marquées d'un sillon sur la face inférieure.

Les fleurs (Fig. 2), blanches ou roses, odorantes, sont réunies en grandes panicules pyramidales ; les pédoncules, bractéolés, sont égaux ou plus longs que les fleurs.

Le calice est formé de 4 lobes légèrement obtus, deux fois plus courts environ que la corolle ; celle-ci petite (3-4 mm. de longueur) a la forme d'une cloche ovoïde ; elle est divisée jusqu'au quart environ, parfois jusqu'à la moitié de sa longueur en 4 lobes obtus.

Les étamines sont incluses et les anthères velues à déhiscence poricide sont nettement séparées par un sillon profond ; chacune est munie à sa base d'un appendice couvert de poils ; les grains de pollen sont groupés en tétrades.

L'ovaire, monté sur un disque nectarifère, présente 4 loges carpellaires avec 3 ou 6 ovules anatropes, à placentation axile dans chaque loge. Le stigmate, en bouclier, est peu saillant.

Les caractères que nous venons de donner répondent à ceux de l'espèce type, mais *Erica arborea* L. est assez variable quant à la forme et aux dimensions de ses fleurs ainsi que par le revêtement pileux, et d'après BRAUN-BLANQUET (1926) on distingue quatre variétés :

— *var. genuina* Nicotra, dont le revêtement pileux est dense, dressé et dont les fleurs blanches sont en forme de cloche. L'inflorescence est pyramidale ;

— *var. rupestris* Chab., à rameaux glabres ou légèrement velus ; les poils sont simples et l'inflorescence surbaissée ;

— *var. alba* Pamp., qui ressemble à la variété *genuina*, mais les fleurs sont ovales.

— *var. Eli* Pamp., qui possède des fleurs en cloches cylindriques.

Erica arborea est souvent recherchée car le bois de la souche est employé, concurremment à celui d'*Erica mediterranea* L. dans la fabrication des pipes dites « pipes en racines de bruyère ».

***Erica scoparia* L. — « Bruyère à balais ».**

Synonymie. — Cette Ericacée est très voisine d'*Erica arborea* L. décrite précédemment, et nous venons de voir qu'*Erica scoparia* C. Koch et *Erica scoparia* Thunb. avaient été homologuées depuis à *Erica arborea* L.

Erica scoparia L. est synonyme d'*Erica absinthioides* Spreng. et d'*Erica fucata* Thunb...

Localisation géographique. — C'est encore une espèce sub-méditerranéenne mais elle remonte plus au Nord qu'*Erica arborea* puisqu'on la rencontre aux environs de Paris.

C'est une espèce de préférence silicicole, fréquente en Italie, en Corse, en Sardaigne, en Grèce, dans toute l'Afrique du Nord, en Espagne, au Portugal.

En France on la rencontre dans tout le Midi, dans les bois et garigues, très souvent associée à *Lavandula Stæchas* ; elle existe également dans l'Ouest et le Centre.

Caractères spécifiques. — *Erica scoparia* L. (Pl. III) est un sous-arbrisseau ne dépassant guère 1 mètre de haut, qui vient en général par touffes, car cette espèce est capable de se reproduire par bourgeons issus de tiges souterraines.

Le système racinaire, assez puissant, est formé de racines plus ou moins tourmentées et noirâtres.

Les rameaux, dont l'écorce se détache par fragments, sont dressés et entièrement glabres, même à leur partie terminale, ce qui est un excellent caractère distinctif d'*Erica arborea* L. Ils sont garnis de feuilles, plus ou moins verticillées par 3-4 aux extrémités des rameaux ; ces feuilles, très étroites, longues de 3 à 4 millimètres, sont marquées en dessous de deux sillons.



Planche III

Erica scoparia L. ou « Bruyère à balais ».

Les fleurs, petites, très nombreuses, jaunes-verdâtres, mais plus ou moins teintées de brun-rouge par la présence des étamines, sont réunies en grappes touffues à l'extrémité des rameaux. Elles s'épanouissent depuis la fin avril jusqu'en juin. Les pédoncules égalent à peine les fleurs et portent trois petites bractées légèrement velues.



Fig. 3. — *Erica scoparia* L.

Fleur entière et coupe longitudinale (Gross^t = 15)

Étamine (Gross^t = 60)

Le calice (Fig. 3) glabre est formé de quatre sépales profondément séparés, obtus à leur extrémité ; il égale environ la moitié de la corolle, elle-même très petite (1 à 2 mm. de long.). La

corolle presque aussi large que longue, est échancrée en 4 lobes ovales et obtus.

Les étamines, au nombre de 8, brun-rougeâtres, relativement volumineuses, sont dépourvues d'appendices et incluses dans la corolle. Les deux anthères, en partie soudées, s'ouvrent largement.

L'ovaire plus ou moins conique se continue par un style qui dépasse, en général, légèrement la corolle.

Cette espèce, d'aspect grêle et fragile, a un port élancé du plus gracieux effet.

***Erica cinerea* L.** — « *Bruyère cendrée*, *Bucane*, *Brégeotte* ».

Synonymie. — *Erica cinerea* L. est synonyme d'*Erica humilis* Neck., d'*Erica mutabilis* Salisb., *Erica viridiflora* Gn., *Erica viridi purpurea* Gouan et *Erica tenuifolia* Bub.

Localisation géographique. — C'est une espèce euro-sibérienne fréquente dans toute l'Europe atlantique, depuis Madère et le Portugal, et on la rencontre encore en Norvège. Elle est relativement rare dans l'Europe Centrale.

En France, elle est fréquente dans l'Ouest et le Centre où elle est surtout abondante dans les montagnes entre 200 et 1500 mètres. Cette espèce, exclusivement silicicole, fleurit de juin à octobre.

Elle manque par contre le long du littoral méditerranéen et dans l'Hérault on ne la trouve qu'à l'état isolé en quelques clairières sablonneuses, en particulier à Montarnaud, Argelliers, Madières, Lodève, Béziers. En raison du climat plus sec, sa floraison se termine d'ailleurs en général dès la fin juillet.

Caractères spécifiques. — *Erica cinerea* se présente comme un sous-arbrisseau de 20 à 60 cm., capable, comme *Erica scoparia*, de se multiplier par stolons et qui pour cette raison forme parfois dans les landes de véritables peuplements. Ses rameaux nombreux (Pl. IV) sont couverts d'un fin duvet qui leur donne un aspect plus ou moins grisâtre cendré d'où le nom de « bruyère cendrée » qui lui a été attribué.



Planche IV

Erica cinerea L. ou « Bruyère cendrée ».

Les feuilles sont petites (3 à 7 mm. de longueur), étroites, enroulées sur elles-mêmes et marquées elles aussi d'un sillon blanchâtre à la face inférieure.



Fig. 4. -- *Erica cinerea* L.
Fleur entière et coupe longitudinale (Gross' = 10)
Etamine (Gross' = 40)

Tout cet appareil végétatif donnerait à *Erica cinerea* un aspect assez terne, si elle ne possédait de magnifiques fleurs d'un beau rose violacé, réunies en grappes composées et qui « conservent longtemps tout leur éclat et leur beauté ».

Les pédoncules sont aussi longs ou un peu plus courts que la corolle. Ils supportent, immédiatement sous le calice, trois, parfois quatre bractées de longueur inégale et insérées selon une spire (Fig. 4).

Le calice est formé de 4 sépales étroits, égalant un peu plus du tiers de la longueur de la corolle. Celle-ci gamopétale, urcéolée, longue d'environ 5 à 6 mm. se termine par 4 dents réfléchies.

Il existe deux verticilles d'étamines (8) obdiplostémonées, incluses et dont les anthères portent à leur base, sur la face dorsale, deux appendices foliacés en forme de crête. Les filets s'insèrent sur un disque hypogyne.

L'ovaire formé de 4 loges porte des ovules anatropes, et le style inclus ou peu saillant, se termine par un stigmate grossièrement tétralobé.

Le fruit est une capsule brune, marquée de 5 sillons, déhiscente du sommet à la base et contenant des graines rougeâtres.

Cette espèce, souvent employée en médecine populaire comme diurétique et diaphorétique, est aussi très décorative et fut souvent chantée par les poètes en raison de ses fleurs aux corolles polychromes : roses le matin, rouges à midi, et mauves le soir.

B) **Espèces appartenant au genre *Arbutus***

Il n'existe, à l'état spontané, dans le Bas-Languedoc, qu'une seule espèce d'*Arbutus*, *Arbutus Unedo* L., dont la zone de dispersion dépasse d'ailleurs vers le Nord les limites de la région méditerranéenne. *Arbutus Andrachne* L. étudié également dans ce travail est une espèce introduite dans la région.

Arbutus Unedo L. — « *Arbousier commun, Arbre aux fraises. Arbous en Languedocien* ».

Arbutus Unedo L., ou « olonier » des Anciens, est synonyme de : *Arbutus crispa* Hoffmg., *Arbutus integrifolia* Sims., *Arbutus*



Planche V

Arbutus Unedo L. ou « Arbousier commun ».

inter media Heldr., *Arbutus laurifolia* Linné, *Arbutus serratifolia* Salisb., *Arbutus turbinata* Pers., *Arbutus vulgaris* Bub.,

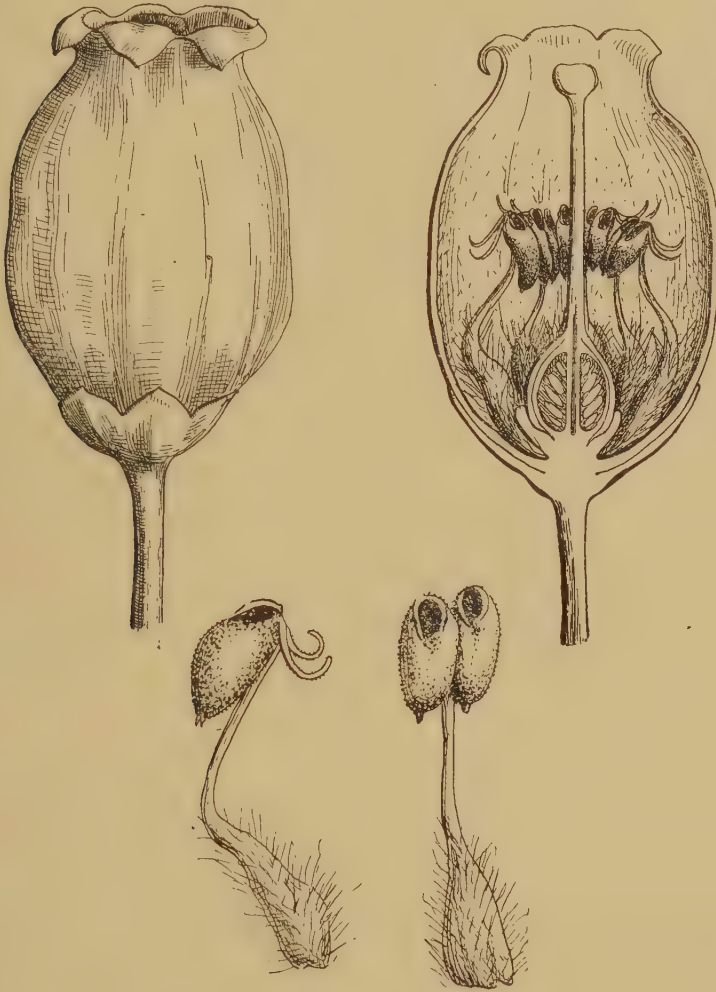


Fig. 5. — **Arbutus Unedo L.**

Fleur entière et coupe longitudinale (Gross' = 10)

Etamine (Gross' = 15)

Il correspond encore à l'*Arbutus Croomii* et à *Arbutus microphylla* des Jardiniers (Cf. Gard. Chron. II, 1884).

De même *Unedo edulis* Hoffmg. et Link est aujourd'hui homologué à *Arbutus Unedo* L.

Localisation géographique. — L'arbousier est une espèce sub-méditerranéenne, caractéristique des garigues et du maquis, mais il n'atteint son optimum de végétation que sur des sols pauvres en calcaire.

On rencontre fréquemment *Arbutus Unedo* en Espagne, au Portugal, dans l'Afrique du Nord, en Grèce, en Asie Mineure. Il existe également en Italie, en Corse et il est cultivé dans le Tyrol et en Suisse.

En France, il est abondant dans tout le Midi et fréquent dans les vallées méridionales des Cévennes. Mais il existe encore le long du littoral atlantique jusque dans la Charente-Inférieure ; on en trouve des pieds isolés près de Paimpol, dans les Côtes-du-Nord et même dans l'Ouest de l'Irlande où il témoigne de la douceur du climat. Dans ces régions, il croît principalement dans les forêts à *Quercus sessiliflora*, tandis que dans le Midi il est fréquent dans les sous-bois à *Quercus Ilex*.

C'est ainsi que dans l'Hérault on le rencontre à Murviel, La Gardiole, Saint-Guilhem-le-Désert, Montarnaud, St-Martin-d'Orb, Mezouls, etc... Il fleurit dans cette région du mois d'octobre au mois de janvier.

Caractères spécifiques. — *Arbutus Unedo* L. est un arbre ou un arbuste dont la hauteur habituelle est de 4 à 6 m, mais qui peut parfois dépasser 10 mètres de haut.

L'enracinement est profond (3 à 4 m.) et puissant. Le tronc est toujours plus ou moins dénudé ainsi que les rameaux âgés par exfoliation de l'écorce. Les jeunes pousses par contre sont légèrement tomenteuses et les feuilles, persistantes, courtement pétioles, dentées et souvent enroulées sur les bords ont une surface vernissée ; elles sont d'un beau vert sombre et glabres (Pl. V). Elles ont 5 à 8 cm. de longueur sur 3 à 4 cm. de large.

Les fleurs, en général nombreuses, sont réunies en grappes penchées à l'extrémité des rameaux. Elles sont blanches, légèrement teintées de rose, et prennent la forme d'un grelot (Fig. 5).

Le calice, très petit, est formé de 5 sépales soudés à la base, et d'aspect plus ou moins triangulaire; la corolle finement pubescente à l'intérieur est gamopétale et se termine par 5 dents réfléchies.

Les étamines au nombre de 10 ont des filets dont la base est élargie et couverte de poils. Les anthères, assez volumineuses, incluses dans la corolle, présentent à leur partie supérieure deux orifices et deux appendices recourbés.

L'ovaire, porté sur un disque est formé de 5 loges polyspermées. Le style ne dépasse guère les bords de la corolle.

Le fruit globuleux, franchement rouge à parfaite maturité est verruqueux et ressemble vaguement à une fraise d'où le nom « d'arbre aux fraises » donné à l'*Arbutus Unedo*. Ces fruits sont d'ailleurs parfaitement fades et indigestes lorsqu'ils ne sont pas complètement mûrs et ce serait la raison pour laquelle LINNÉ aurait appelé cette espèce « *Unedo* » du latin « *unum edo* » (j'en mange un seul). En réalité, ils servent à préparer d'excellentes confitures et une eau-de-vie bien connue au temps de TOURNEFORT.

On distingue, en particulier, d'après la morphologie foliaire (BRAUN-BLANQUET 1926), quatre variétés d'*Arbutus Unedo*.

- *var. serratifolia* Salisb. dont les feuilles sont finement dentées.
- *var. integerrima* Sims. à feuilles entières.
- *var. crispa* DC.; dans cette variété les feuilles sont dentées et les bords ondulés.
- *var. salicifolia* Rouy avec des feuilles étroites à contour presque entier.

Les feuilles de l'Arbousier sont dans tous les cas astringentes et de nos jours encore sont parfois employées en Grèce pour tanner les peaux; les lambeaux de l'écorce qui s'exfolient contiendraient de l'*andromédotoxine*, substance toxique assez fréquente chez les Ericacées.

L'Arbousier, chanté par GOETHE, est en hiver un arbre très ornemental; il possède, en effet, à ce moment à la fois des grappes de fleurs blanc-rosées et des fruits d'un rouge intense qui tranchent agréablement sur le feuillage sombre des rameaux.

Arbutus Andrachne L. — « Andrachné ».

Synonymie. — *Arbutus Andrachne* L. est synonyme de : *Arbutus integrifolia* (?), *Arbutus serratifolia* Lodd., *Arbutus Sieberi* Klotzch. Il correspond également à l'*Arbutus lucida* des Jardiniers.

On a longtemps discuté pour savoir si cette espèce correspondait bien à l'ανδραχνη de THÉOPHRASTE. En réalité, pour L'ECLUSE et TOURNEFORT ce serait un Arbousier du Mont Ida, désigné par LAMARCK sous le terme d'*Arbutus integrifolia*, qui serait le véritable *Andrachné*. Quant à l'*Arbutus Andrachne* de LINNÉ, originaire de l'île de Samos, et importé le premier, il répond à l'Arbousier à panicules de LAMARCK, figuré par EHRET, en 1767, dans les Transactions, t. 57, pl. 6, p. 114 (Cf. Dict. Sc. Natur., t. II, p. 357, 1816).

Il est vrai que LINNÉ est encore plus laconique qu'à l'ordinaire pour la description de cette espèce : « *Arbutus caule arborea, foliis glabris integerrimis, baccis polyspermis* ». Il semble que l'auteur n'ait eu à sa disposition qu'un échantillon incomplet pour décrire l'espèce, d'où l'erreur possible.

Localisation géographique. — *Arbutus Andrachne* L. est une espèce eu-méditerranéenne, mais qui peut monter jusqu'à près de 2.000 mètres. Il est fréquent sur les collines et dans les bois de la Grèce, de la Syrie, du Liban et de la Palestine, en général sur des terrains non calcaires. En France, il manque absolument à l'état spontané, mais il a été introduit çà et là dans la région méditerranéenne et il paraît s'y développer normalement. Il est également très fréquent dans les jardins en Angleterre, et il en existe un échantillon en Allemagne, à Dürkheim. C'est toutefois une espèce assez sensible au froid ; elle fleurit dans la région languedocienne du mois de février au mois d'avril.

Caractères spécifiques. — *Arbutus Andrachne* L. (Pl. VI) se présente comme un bel arbre de 5 à 8 mètres de haut, mais d'aspect plutôt tourmenté ; l'enracinement est profond (3 à 4 m.) le tronc et les branches, tortueuses, sont brunâtres et lisses ;



Planche VI

Arbutus Andrachne L. ou « Andrachné ».

elles contrastent vivement par leur couleur sur la masse verte du feuillage. L'écorce est en effet ici très fugace, et cette espèce mérite bien l'appellation « d'arbre sans écorce », donnée par THÉOPHRASTE à son *Andrachné*. Les très jeunes rameaux toutefois sont verts, et les feuilles sont entières, non dentées sur les bords, papyracées et longuement pétiolées. Elles sont persistantes,

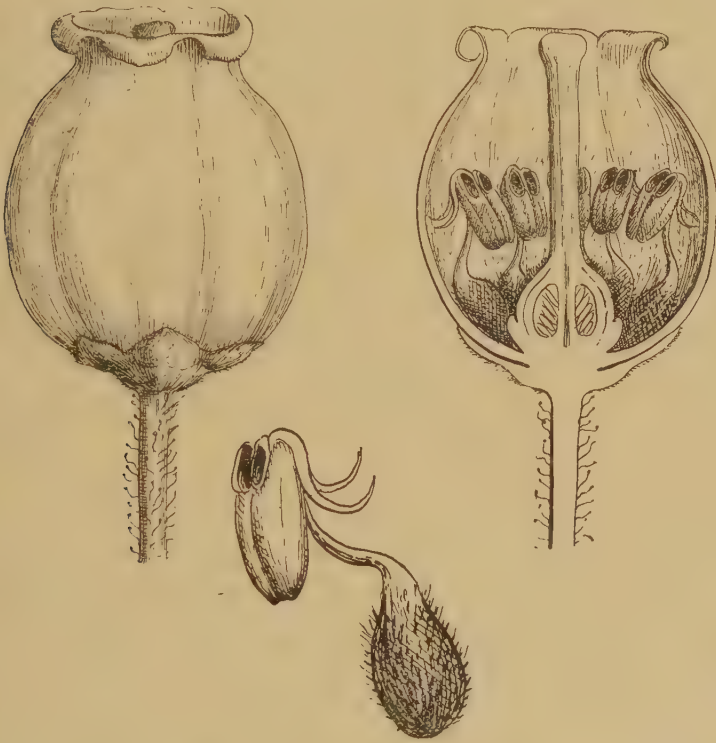


Fig. 6. — *Arbutus Andrachne* L.

Fleur entière et coupe longitudinale (Gross* = 10)

Etamine (Gross* = 15)

et d'un vert plus sombre sur la face supérieure que sur la face inférieure.

Les fleurs, nombreuses, brièvement pédunculées, sont réunies en grappes terminales. Les pédoncules sont hérissés de poils grêles et capités (fig. 6.).

Le calice, petit, très finement pubescent, est formé de 5 lobes arrondis ; la corolle, d'un blanc verdâtre, rappelle celle d'*Arbutus Unedo*, mais elle est plus trapue ; elle est velue à l'intérieur et se termine par 5 dents obtuses et réfléchies.

Les étamines (8), incluses, très semblables à celles d'*Arbutus Unedo* sont toutefois un peu plus volumineuses.

Le gynécée, à 5 loges carpellaires est monté sur un disque hypogyne ; le style est épais et ne dépasse pas la corolle.

Les fruits sont des baies globuleuses, d'un jaune orange, comestibles, mais d'un goût plutôt désagréable, du moins dans notre région.

Cette espèce, on le voit, est très voisine d'*Arbutus Unedo* et il existe d'ailleurs un hybride : *A. Unedo* $\times$ *A. Andrachne*, qui correspond à l'*Arbutus andrachnoïdes* de LINK. Cet hybride est encore synonyme d'*Arbutus intermedia* Held. et d'*Arbutus hybrida* Ker. Il est caractérisé, en particulier, par les jeunes rameaux qui sont pubescents, par les feuilles courtement pétio-lées, mais en général non dentées et par les pédoncules floraux non ou à peine velus. Cet hybride est fréquent dans les jardins.

*
* •

En résumé les Ericacées languedociennes, dont nous venons d'indiquer les principaux caractères morphologiques, sont des arbres, des arbustes ou arbrisseaux à feuillage persistant, chez lesquels la xéromorphie primitive de la famille a laissé des traces, mais à des degrés variables suivant qu'ils appartiennent au genre *Erica* ou au genre *Arbutus*.

Les *Erica* du Bas-Languedoc sont des arbustes ou arbrisseaux dont l'enracinement, sauf pour *Erica arborea*, est relativement superficiel ; les feuilles, nombreuses, sont petites et enroulées sur elles-mêmes ; la fleur est tétramère.

Les deux espèces du genre *Arbutus* que nous avons décrites, sont des arbres à enracinement profond, à feuilles elliptiques, planes, assez larges (2 à 4 cm.) et vernissées sur la face supérieure. Les fleurs sont pentamères.

Parmi les espèces du genre *Erica*, seule *Erica multiflora* est franchement calcicole ; c'est, d'autre part, une espèce eu-médi-

terranéenne qui fleurit du mois d'octobre au mois de décembre.

Erica arborea et *Erica scoparia* sont deux espèces sub-méditerranéennes ; elles ne viennent que sur des terrains dont la teneur en calcaire est en général faible. *Erica scoparia* fleurit du mois de mai au mois de juillet.

Erica cinerea est une espèce exclusivement silicicole qui se trouve dans le Bas-Languedoc à la limite septentrionale de son aire d'extension. Elle est en fleurs de juin à août.

Des deux Arbousiers étudiés, seul *Arbutus Unedo* est spon-tané dans la région languedocienne. C'est une espèce sub-médi-terranéenne, de préférence calcifuge, mais pouvant supporter jusqu'à 10 o/o de calcaire dans le sol. Ses fleurs s'épanouissent du mois d'octobre au mois de janvier.

Arbutus Andrachne espèce eu-méditerranéenne stricte, vient sur terrain siliceux ; elle a été introduite dans la région langue-docienne où elle fleurit du mois de février au mois d'avril.

DEUXIÈME PARTIE

**ANATOMIE DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF
DES ERICACÉES LANGUEDOCIENNES**

CHAPITRE PREMIER

Caractères anatomiques des genres *Erica* et *Arbutus*

La famille des Ericacées est certainement une de celles dont l'anatomie est la mieux connue, puisque dès 1885 VESQUE constate que ces végétaux ont eu « le privilège d'attirer l'attention des anatomistes et d'éveiller en eux le goût de l'anatomie systématique ». Nous pouvons citer, comme s'étant particulièrement occupés de cette question : GRIS (1870), MORI (1877), LJUNGSTROM (1883), BREITFELD (1888), NIEDENZU (1890), PETERSEN (1908), PELTRISOT (1904), MATTHEWS et KNOX (1925), etc...

Et cependant malgré la multiplicité des recherches, et les connaissances que nous leur devons, les caractères anatomiques généraux des genres *Erica* et *Arbutus* sont assez mal connus.

C'est que nous ne connaissons pas encore l'anatomie de toutes les espèces rattachées aux genres *Erica* et *Arbutus* et que les variations écologiques exercent une influence relativement plus forte et plus rapide sur les détails anatomiques que sur l'ensemble morphologique. D'ailleurs depuis plus de cinquante ans on décrit des variations structurales, dans l'anatomie d'espèces soumises à un climat donné ou à des conditions de milieu particulières.

Il apparaît donc qu'en anatomie les caractères génotypiques vrais, constants, doivent être en nombre assez restreint et difficiles à préciser

D'autre part, il faut bien reconnaître qu'il existe, à l'intérieur des genres, des espèces dont, selon la formule de VESQUE

(1885), la position est « *objectivement* et non *subjectivement* incertaine ».

Les genres *Erica* et *Arbutus* présenteront les caractères anatomiques fondamentaux de la famille des Ericacées ; graines à structure simple, ne possédant en général qu'un seul tégument, un nucelle réduit et transitoire et pas de tissu pariétal, des stomates entourés de plusieurs cellules péristomatiques, souvent disposés sans ordre apparent, un parenchyme fondamental ordinairement hétérogène, enfin ni latificères, ni appareils sécréteurs internes.

On retrouvera de même la xérophilie primitive de la famille dans les deux genres, mais à des degrés différents suivant qu'on s'adressera aux *Erica* ou bien aux espèces du genre *Arbutus*.

GENRE ERICA

Dans le genre *Erica*, en effet, les caractères xérophiles sont évidents de par la forme même des feuilles, dont le limbe est révoluté. Les stomates sont uniquement localisés dans un ou deux sillons courant à la face inférieure de la feuille ; les bords de ces sillons sont tapissés de nombreux poils tecteurs unicellulaires. Il n'existe pas de poils glandulaires sur ces végétaux lorsqu'ils sont adultes

La protection contre la transpiration est encore augmentée par l'existence d'une cuticule épaisse et par la présence fréquente de mucilage dans les cellules épidermiques.

On ne rencontre jamais dans la feuille qu'une seule assise de cellules palissadiques ; par contre les cristaux d'oxalate de chaux sont fréquents. Le système mécanique est nul ou peu développé.

D'autre part, dans tout l'appareil végétatif, les vaisseaux de bois sont d'ordinaire nombreux et de faible diamètre ; on sait que cette disposition favorise la réserve d'eau.

Signalons enfin d'après VAN TIEGHEM et DOULIOT (1888), bien que ce caractère soit loin d'être absolu, la ténuité et la simplicité de structure des jeunes racines d'*Erica*.

GENRE ARBUTUS

La xérophilie de la famille se retrouve là encore, mais à un degré moindre.

Toutefois la feuille est coriace, la cuticule épaisse, brillante et réfléchissant la lumière ; les stomates, en général, sont localisés à la face inférieure de la feuille et les poils, lorsqu'ils existent, seraient toujours tecteurs, jamais glandulaires, mais ils sont le plus souvent pluricellulaires et parfois même assez compliqués.

La nervure médiane est spéciale ; elle comprend un faisceau libéro-ligneux arqué, surmonté d'un autre plus petit et inverse ; tous les deux sont entourés d'une gaine discontinue de fibres péricycliques. Cette structure est sans doute bien fréquente.

Dans le limbe on trouve en général deux assises de cellules palissadiques.

L'anatomie de la jeune racine est ici normale et les vaisseaux de bois plus volumineux.

CHAPITRE II

Caractères spécifiques des *Ericacées* languedociennes

Nous allons retrouver ici la même divergence que nous avons constatée en morphologie, à propos des *Ericacées* languedociennes, suivant qu'elles appartiennent au genre *Erica* ou au genre *Arbutus*.

Par contre on ne peut guère s'étonner que des végétaux de la même famille, du même genre, croissant sous un même climat, présentent, à peu de chose près, la même structure. Aussi pour simplifier notre exposé, avons-nous préféré décrire plus particulièrement une espèce dans chacun des deux genres étudiés, nous attachant, pour les autres espèces, à relever bien plus les différences que les analogies.

Les examens microscopiques ont porté sur des coupes faites à main levée, ou au microtome, pour les organes ayant un certain âge, et sur des coupes en série, après inclusion à la paraffine et fixation au Bouin-Hollande, pour les parties les plus jeunes.

Espèces appartenant au genre *Erica*

RACINE

Nous avons déjà indiqué que VAN TIEGHEM et DOULIOT, dans un travail sur « L'origine des radicelles chez les Dicotylédones » (1888, p. 224), insistent sur la simplicité de structure des jeunes racines d'*Ericacées*. Ces auteurs toutefois ne mentionnent que deux espèces du genre *Erica* : *Erica cinerea* et *Erica carnea*.

Or nous avons nous-même, en pratiquant des coupes au niveau de la région pilifère, pu retrouver cette anatomie chez les quatre *Erica* de la région languedocienne, et nous ne pouvons mieux faire que de reproduire les termes mêmes de la description de ces auteurs.

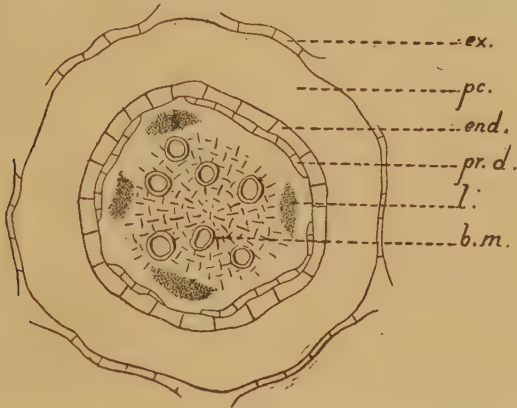


Fig. 7. — Coupe transversale dans une racine jeune d'*Erica multiflora* L.
(schéma)

ex. assise exfoliée ; *p.c.* parenchyme cortical ; *end.* endoderme ;
pr. d. péri-cycle discontinu ; *l.* liber ; *b. m.* bois et moelle.

(Gross* = 250)

« L'assise pilifère est formée de grandes cellules claires, qui ne se prolongent pas en poils ; ces cellules, au nombre de huit, sur la section transversale, égalent en épaisseur le diamètre du massif qu'elles recouvrent et qui se compose de l'écorce et du cylindre central. L'écorce se réduit à une assise de cellules marquées de plissements sur les faces radiales et transverses, c'est-à-dire à l'endoderme. Le cylindre central se compose d'un péri-cycle simple, de deux ou trois faisceaux ligneux parfois confluent au centre, réduits chacun à un vaisseau spiralé très étroit, et de deux ou trois faisceaux libériens, réduits chacun à un seul tube criblé très étroit parfois en contact avec les vaisseaux ».

Chez ces quatre espèces, l'évolution se poursuit à part quelques modalités selon un processus particulièrement net chez *Erica multiflora* :

Dans une jeune racine ayant un diamètre de 120 μ . (Fig. 7), la structure anatomique est déjà très spéciale.

On rencontre à l'extérieur, les débris d'une assise issue du parenchyme cortical et en partie exfoliée; elle est formée de cellules à cavité réduite et souvent étranglée, à parois restées cellulosiques, mais fortement épaissies (*ex.*). Au dessous, s'étalent

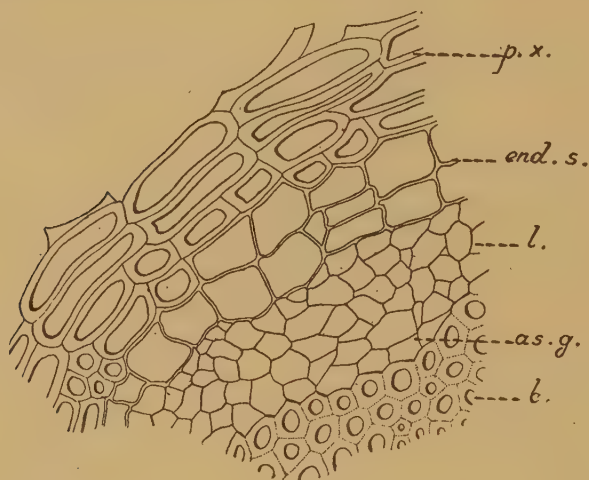


Fig. 8. — Coupe transversale dans une racine jeune (d. = 220 μ) d'*Erica multiflora* L.

p. x. parenchyme exfolié; *end. s.* endoderme subérisé; *l.* liber; *as. g.* assise génératrice; *b.* bois.

(Gross⁺ = 580)

deux ou trois assises de grandes cellules à parois toujours épaisses et dont la vitalité semble réduite; le contenu est coloré naturellement, sur une coupe de faible épaisseur, en jaune paille (*p. c.*)

Le tissu cortical, qui occupe environ le tiers du rayon, se termine par un endoderme (*end.*); les cellules endodermiques ont un diamètre réduit, cependant trois ou quatre fois supérieur à celui des cellules péri-cycliques. Le cylindre central débute par un péri-cycle (*pr. d.*) difficile à suivre chez *Erica multiflora*.

Le péri-cycle recouvre quatre à cinq faisceaux libériens (*l.*) chacun formé de cinq ou six tubes, dont le diamètre est d'ailleurs

extrêmement réduit. Puis on note quelques vaisseaux de bois (*b. m.*) disposés sans ordre apparent dans un tissu médullaire ayant déjà subi une forte lignification ; chez *Erica multiflora* quelques-unes de ces cellules cependant sont encore vivantes, ainsi qu'en témoigne leur contenu brunâtre.

Plus tard, dans des racines ayant environ 220 μ . de diamètre (Fig. 8) la région la plus externe de l'écorce (*p. x.*) est formée de cellules à parois très épaisses, dont les faces antéro-postérieures se sont considérablement allongées ; seule la lamelle moyenne est incrustée de subérine, les autres couches de la membrane restent nettement cellulodiques. La cavité de ces cellules se réduit de plus en plus vers les régions les plus externes.

L'endoderme est toujours facilement reconnaissable par les dimensions de ses cellules, et par la présence de grains d'amidon assez volumineux, généralement simples ; mais il s'est cloisonné tantôt tangentiellement, tantôt obliquement, et donne naissance à un tissu jeune, qui chasse devant lui vers l'extérieur, le tissu cortical ; ce jeune tissu endodermique (*end. s.*) se subérise très rapidement.

Chez *E. multiflora* le péricycle est difficile à suivre, on ne le retrouve que par endroits.

L'appareil vasculaire proprement dit comprend un anneau continu de liber (*l.*) formé de trois ou quatre assises de tubes dont le diamètre est toujours relativement restreint.

Au-dessous de l'assise génératrice (*as. g.*) la région centrale est occupée par un ensemble scléreux composé de quelques vaisseaux de bois noyés dans les sclérites à parois très épaisses. Il n'y a plus de cellules vivantes.

A un stade encore plus avancé (Fig. 9) la racine a suivi son évolution normale.

Le tissu cortical est nettement exfolié (*p. x.*) ; à peine aperçoit-on par places, quelques cellules à cavité étirée, à parois épaissies et subérisées. Mais la subérisation est limitée ici encore au niveau de la lamelle moyenne.

Le réseau subéreux d'origine endodermique (*end. s.*) est désormais nettement développé, formé de quatre ou cinq assises de

cellules à parois peu épaisses, sauf aux angles où l'on voit des méats colorés en rouge par la fuchsine. La subérification est principalement visible au niveau de la lamelle moyenne.

Si l'on examine une racine encore plus âgée (Fig. 10), on assiste à un épaississement et à une subérification graduelle des parois latérales et antéro-postérieures des cellules de cette zone, tandis que la lamelle moyenne se lignifie.

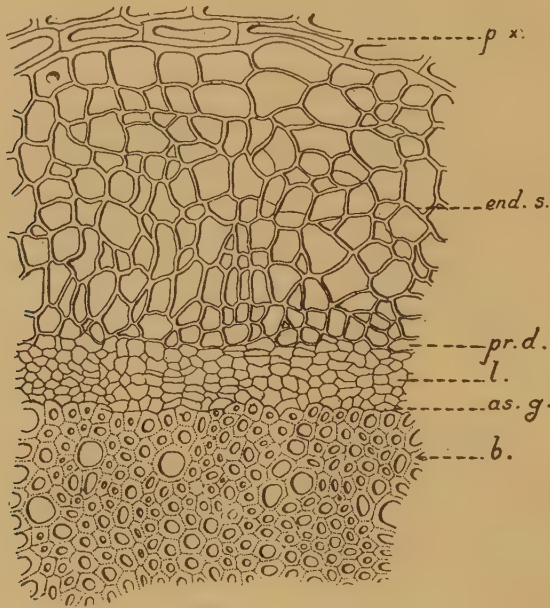


Fig. 9. — Coupe transversale dans une racine âgée d'*Erica multiflora* L.
p. x. parenchyme extolié ; end. s. endoderme subérisé ;
pr. d. péricycle discontinu ; l. liber ; as. g. assise génératrice ; b. bois
(Gross' = 290)

Le péricycle est le plus souvent méconnaissable ; mais, lorsqu'il est apparent, il se cloisonne tangentiellement et contribue à la formation du réseau subéreux.

La zone libérienne (l.) est formée de quelques assises (4 à 6) de tubes libériens, séparés par un cambium de la masse ligneuse centrale, dont les vaisseaux de bois (b.) peu nombreux sont tous

sensiblement de même diamètre. Parfois, quelques tubes libériens sont lignifiés aux angles.

Plus tard, tout le tissu cortical étant exfolié sous la poussée du tissu subéro-endodermique, les cellules subéreuses assurent la protection de la racine ; elles se détacheront à leur tour par lambeaux. A ce moment les parois des cellules les plus externes

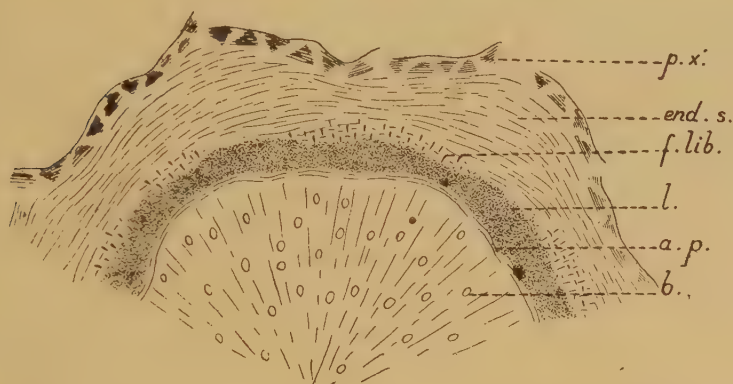


Fig. 10. — Coupe transversale dans une racine très âgée d'*Erica multiflora* L.
(schéma)

p. x. parenchyme exfolié ; *end. s.* endoderme subérisé ;
f. lib. fibres libériennes ; *l.* liber ; *b.* bois.

(Gross' = 70)

du liber seront épaissies, incrustées de lignine (*f. lib.*) et contribueront à assurer la protection de l'appareil vasculaire.

Chez *Erica arborea* et chez *Erica scoparia* la structure anatomique de la racine adulte est très proche de celle d'*Erica multiflora* ; toutefois, chez *Erica arborea*, l'évolution se fait selon un rythme plus lent. C'est ainsi en particulier que l'apparition des fibres libériennes est très tardive. D'autre part dans l'ensemble, la vascularisation est plus abondante. Le liber est plus développé, formé de 8 à 10 assises de tubes criblés, et les vaisseaux de bois sont plus nombreux et d'un diamètre un peu plus large.

Par contre, la racine adulte d'*Erica scoparia* rappelle absolument celle d'*Erica multiflora* ; les fibres libériennes paraissent même plus nombreuses et le système vasculaire est très réduit.

Quant à la racine d'*Erica cinerea*, elle se rapproche également par sa structure et son évolution de celle d'*Erica multiflora*, mais il existe entre l'assise subéro-phellodermique et le liber fonctionnel toute une zone de cellules dans laquelle il est difficile de distinguer ce qui est d'origine phellodermique et ce qui appartient au parenchyme libérien. L'appareil vasculaire est ici encore très réduit et l'exfoliation de l'écorce se fait sur un rythme identique à celui d'*Erica multiflora*.

Ainsi, dans la racine âgée de ces végétaux, le tissu cortical tout entier, y compris le tissu endodermique de formation secondaire, s'exfolie, laissant à nu le cylindre central. La protection de la stèle n'est alors assurée que par des tubes et du parenchyme libériens non fonctionnels, ayant lignifié leurs parois.

TIGE

Les tiges des *Erica* de la région languedocienne sont caractérisées à l'état jeune, par l'ampleur de la moelle au détriment du tissu vasculaire et du tissu cortical. Toutes présenteront, d'autre part, des caractères de xérophilie très nets et une évolution que l'on peut schématiser de la façon suivante, en prenant toujours *Erica multiflora* comme type :

Dans un premier stade (Fig. 11), l'épiderme (*ép.*), recouvert de nombreux poils tecteurs, est formé de cellules petites à parois fortement convexes. On rencontre au-dessous, en allant de la périphérie vers le centre, cinq ou six assises de cellules (*p. c.*) à parois cellulósiques légèrement épaissies, pentagonales ou hexagonales, avec un méat à chaque angle; leur diamètre est trois ou quatre fois supérieur à celui des cellules épidermiques.

Certaines cellules endodermiques (*end.*) présentent déjà une légère subérisation de leurs parois; ce détail anatomique est appelé à prendre une telle importance ultérieurement, qu'il est bon de le souligner dès maintenant.

La stèle débute par une assise péricyclique (*pr.*), dont les cellules ont un diamètre supérieur à celui des tubes libériens, mais quatre ou cinq fois plus faible que celui des cellules endo-

dermiques. Quant à l'appareil vasculaire, il est formé d'une couronne de cellules de dimensions très restreintes, à parois cellulósiques ; certaines de ces cellules fonctionnent déjà comme tubes libériens (*l.*), les autres, encore à l'état embryonnaire, sont aptes à se cloisonner tangentiellément. Au sein de ce tissu, on rencontre, épars, quelques vaisseaux de bois primaire (*b.*).

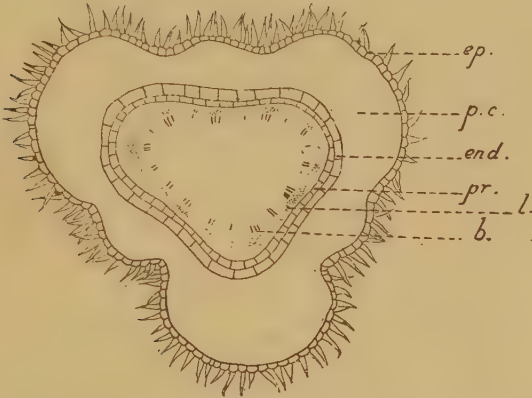


Fig. 11. — Coupe transversale dans une tige jeune d'*Erlea multiflora* L.
(schéma)

ép. épiderme ; p. c. parenchyme cortical ; end. endoderme ;
pr. péricycle ; l. liber ; b. bois.

(Gross* = 70)

La partie centrale de la tige est remplie par un tissu médullaire très largement développé et sclérifié. Ces cellules ont des parois épaisses et canaliculées ; leur diamètre est cependant relativement grand ; elles sont, par contre, peu développées dans le sens de la hauteur ; on aperçoit, en effet, très fréquemment, les membranes transversales criblées de ponctuations. Au printemps, en mars, tout ce tissu contient de nombreux grains d'amidon, assez volumineux et simples. Ce fait a déjà été signalé par GRIS (1870).

On ne rencontre pas de cellules cristalligènes.

Si l'on examine ensuite une série de coupes transversales, pratiquées à travers des organes d'âge différent, on assiste à une subérisation progressive de l'assise endodermique, cette subérisation commençant par les angles. Lorsqu'elle est achevée,

en certains points, l'assise péricyclique se cloisonne tangentiellement ; la partie supérieure se subérise et repousse l'endoderme

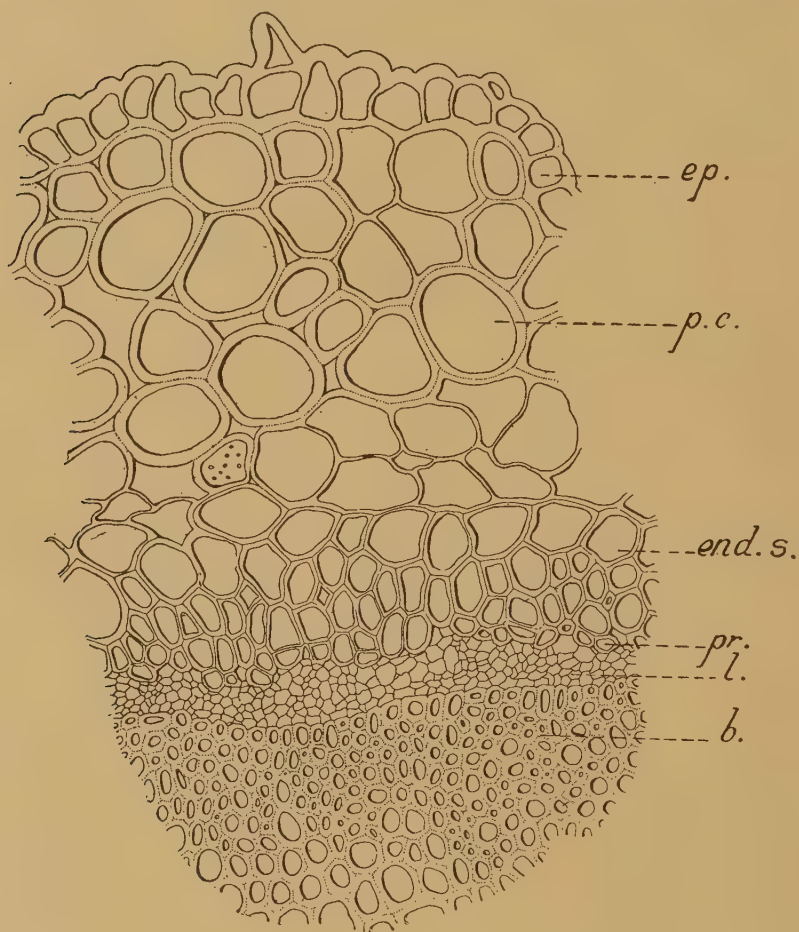


Fig. 12. — Coupe transversale dans la tige d'*Erica multiflora* L.
ép. épiderme ; p. c. parenchyme cortical ; end. s. endoderme subéreux ;
pr. péricycle ; l. liber ; b. bois.

(Gross^t = 290)

vers l'extérieur, tandis que la partie inférieure reste cellulosique. Ailleurs, ce sont les cellules endodermiques, restées encore vivantes qui se cloisonnent ; et ce phénomène se reproduisant

un certain nombre de fois, il se forme, par ce double mécanisme, un anneau de tissu subérisé autour du cylindre central (Fig 12).

Mais le tissu cortical (*p. c.*) ainsi isolé de la stèle, subérise parfois, ou sclérifie le plus souvent, certaines de ses cellules ; les méats s'agrandissent, donnant de véritables lacunes ; l'écorce se désagrège et finalement disparaît. Le tissu subéreux endodermique se trouve ainsi directement en contact avec l'atmosphère et s'exfolie à son tour, mais non sans avoir, au préalable, subi d'importantes modifications. Tandis que les deux assises fonctionnelles génératrices (endoderme et péricycle) subsistent avec tous leurs caractères, le tissu subéreux, résultat de leur fonctionnement unilatéral, lignifie ses parois. Cette lignification paraît commencer dans les couches primaire et secondaire, la cavité de la cellule étant tapissée d'une lame cellulosique, — couche tertiaire, — à contours tourmentés. Puis, çà et là, par suite du développement de la couche tertiaire, qui, peu à peu est envahie par la lignine, la cavité cellulaire disparaît, et l'on aboutit à un assemblage qui, par sa morphologie, permet d'évoquer le kératenchyme, mais qui serait ici fortement différencié par une lignification intense. On se trouve en présence d'un véritable tissu corné, parfois grossièrement stratifié.

Simultanément, l'appareil vasculaire s'est développé, selon le rythme normal chez les Dicotylédones, et l'on aboutit, en définitive, tout comme dans la racine, à une couronne de tissu scléreux, contenant quelques vaisseaux de bois. Seule la région centrale est différente ; elle est occupée par une moelle bien développée. Il est intéressant de signaler là encore, l'égalité de taille à peu près constante entre les différents vaisseaux de bois.

Quant au liber, il est remarquable de noter, dès les stades les plus jeunes, et malgré l'exiguité des tubes libériens, la présence constante et très nette de méats ponctiformes. Certains de ces méats sont comblés, principalement dans la région externe, et leur contenu donne toutes les réactions de la lignine, en particulier la réaction de MAULE et celle à la phloroglucine chlorhydrique. Cette imbibition de la membrane au niveau de la lamelle moyenne peut rester localisée à l'extérieur des cavités cellulaires, et c'est le cas le plus fréquent, mais parfois on assiste à un

envahissement progressif des tubes libériens ; la cavité devient imperceptible, et il se forme une fibre libérienne. Cette évolution peut se répéter sur plusieurs tubes libériens, et c'est un ilot de fibres libériennes qui apparaît.

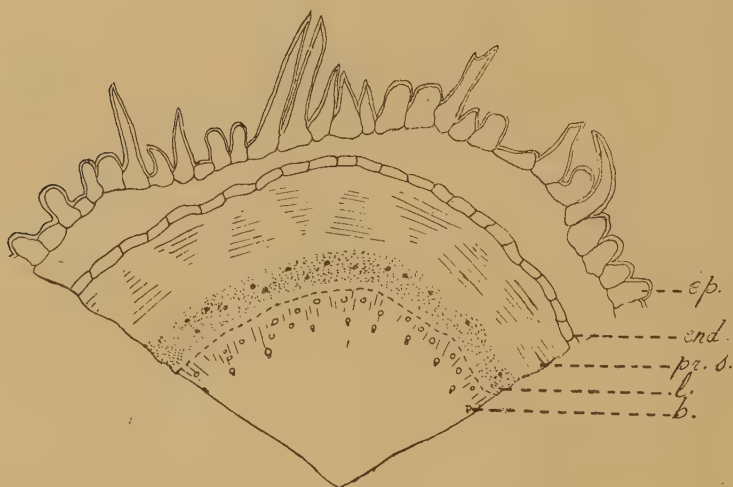


Fig. 13. — Coupe transversale dans la tige d'*Erica arborea* L. (schéma)
ép. épiderme ; end. endoderme ; pr. s. zone péricyclique subérisée ;
l. liber ; b. bois.

(Gross¹ = 280)

On aboutit ainsi à un système de protection du cylindre central assuré par une ou deux assises de cellules subéreuses ; mais, à ce stade plusieurs anneaux de fibres libériennes alternent avec des tubes fonctionnels, et nous retrouvons ainsi, dans la tige d'*Erica multiflora* une structure déjà observée dans la racine.

Les tiges des trois autres espèces du genre *Erica* présentent les mêmes caractères anatomiques et le même processus d'exfoliation de l'écorce, avec cependant quelques modalités.

C'est ainsi que dans une jeune tige d'*Erica arborea* (Fig. 13) le développement du cylindre central est considérable par rapport à l'écorce qui est ici réduite à trois ou quatre assises de cellules, l'endoderme compris.

L'épiderme (*ép.*) est remarquable par ses cellules très fortement convexes, recouvertes d'une cuticule épaisse, et se continuant, pour la plupart, en poils tecteurs unicellulaires très abondants.

Sous l'endoderme (*end.*) formé de cellules petites, écrasées, à parois minces munies d'un cadre plissé, on trouve trois ou quatre assises de cellules péricycliques, polygonales, à parois légèrement épaissies et subérisées.

Chez *Erica arborea* le péricycle semble donc contribuer seul, du moins au début, à la formation du système protecteur que nous avons décrit en détail chez *Erica multiflora*.

Dès ce stade on assiste à une lignification précoce du liber, lignification commençant par les angles de certaines des cellules du parenchyme libérien.

Le bois forme un anneau continu autour de la moelle dont les cellules sont déjà épaissies et incrustées de lignine.

L'évolution s'achèvera comme chez *Erica multiflora*.

L'épiderme d'une jeune tige d'*Erica scoparia* est toujours revêtu d'une forte cuticule, mais il est absolument glabre. Par contre, dans les tiges âgées on observe quelques rares poils tecteurs coniques unicellulaires.

Le tissu cortical est dans cette *Erica* plus développé ; et les cellules ont des parois, épaissies, mais qui demeurent cellulodiques. L'endoderme est formé de grandes cellules, allongées tangentiellement et à parois très minces.

Quant au péricycle, il est toujours formé de deux ou trois assises de cellules, à parois minces et tardivement subérisées.

On retrouve chez *Erica cinerea* quelques poils tecteurs unicellulaires sur l'épiderme. L'écorce est ici assez réduite (4 à 5 assises de cellules), mais seules les cellules les plus externes sont fortement épaissies et lignifiées.

L'endoderme est toujours à parois minces, à peine subérisées au début, et fréquemment il se cloisonne tangentiellement. Mais, comme chez *Erica arborea*, c'est le péricycle, qui assure presque à lui seul la formation de la zone protectrice. D'ailleurs, les cellules les plus externes, primitivement subérisées, s'arrondissent par suite de l'accroissement de leurs parois qui, simultanément, se lignifient.

L'ensemble de l'appareil vasculaire (liber et bois) est assez peu développé et la moelle, volumineuse, contient de nombreux cristaux prismatiques et mâclés de monohydrate d'oxalate de calcium.

Dès lors la tige, comme la racine, présente chez les Ericacées languedociennes appartenant au genre *Erica*, une xérophilie très nette.

Les vaisseaux de bois sont noyés dans un tissu scléreux abondant, le liber est parcouru par des anneaux de fibres libériennes, la protection de la stèle est assurée par une ou deux assises de cellules subéreuses d'origine secondaire.

D'autre part, l'égalité de taille à peu près constante entre les différents vaisseaux de bois, aussi bien dans la tige que dans la racine, et la difficulté que l'on éprouve à distinguer un bois d'automne d'un bois de printemps, paraît indiquer que chez ces arbres à feuilles persistantes, et sous le climat languedocien, la circulation de la sève ne connaît pas, en hiver, de période de repos bien importante. C'est ce que viendra confirmer l'étude physiologique de ces végétaux.

FEUILLE

Nous avons pu retrouver dans les quatre *Erica* étudiées, une formation du sillon à la face inférieure des feuilles, en tout point comparable à ce que nous avons observé et décrit chez *Erica multiflora* (1934, p. 49).

Quant aux feuilles adultes, le simple examen des figures schématisant leur section transversale (Fig. 14, 15, 16, 17) suffit à mettre en évidence, plus encore peut-être que dans la tige et la racine, une analogie poussée à l'extrême entre toutes ces espèces.

Nous rappellerons que chez *Erica multiflora* la feuille est bordée à l'extérieur par un épiderme de structure très spéciale (*ép.*) fortement cutinisé et présentant du mucilage à la partie inférieure de ses cellules ; il recouvre une seule assise palissadique, à contenu brunâtre (*as. p.*). Dans le mésophylle (*més.*) lacuneux court la nervure médiane, entourée de quelques cellules péricy-

cliques lignifiées. Deux ou trois nervures latérales s'en détachent.

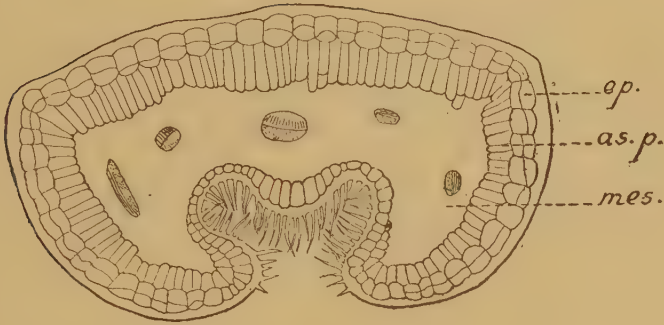


Fig. 14. — Coupe transversale dans la feuille d'*Erica multiflora* L. (schéma)
ép. épiderme; as. p. assise palissadique; més. mésophylle.
(Gross' = 90)

Le sillon est revêtu par une assise de cellules épidermiques de dimensions très restreintes et accompagnées de nombreux poils assez longs formant un système protecteur des stomates.



Fig. 15. — Coupe transversale dans la feuille d'*Erica arborea* L.
(schéma)
ép. épiderme; as. p. assise palissadique.
(Gross' = 90)

Mais, à ce stade, le développement du cordon vasculaire principal a entraîné un refoulement de l'épiderme tapissant, à ce niveau, le sillon foliaire. Sous la poussée, l'épiderme réagit et

s'allonge parallèlement à la pression exercée par le tissu vasculaire et perpendiculairement aux deux lignes de traction latérale. Le sillon foliaire tend à se diviser en deux gouttières latérales.

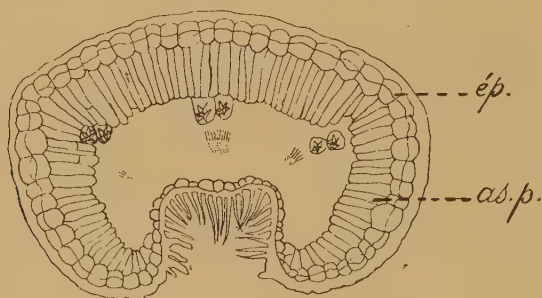


Fig. 16. — Coupe transversale dans la feuille d'*Erica cinerea* L.
(schéma)
ép. épiderme ; as. p. assise palissadique.
(Gross^a = 90)

On retrouve la même disposition chez *Erica arborea* et chez *Erica cinerea*. Par contre, chez *Erica scoparia* la poussée du cylindre central s'est exercée avec plus d'intensité encore et un véritable bourrelet divise en deux le sillon primitif.



Fig. 17. — Coupe transversale dans la feuille d'*Erica scoparia* L.
(schéma)
ép. épiderme ; ox. cristaux d'oxalate de chaux.
(Gross^a = 90)

On peut noter encore dans ce végétal et chez *Erica cinerea* un allongement des cellules palissadiques et enfin dans le limbe de toutes les espèces, sauf chez *Erica multiflora*, la présence de macles d'oxalate de chaux.

Or, l'oxalate de chaux existe dans les feuilles d'*Arbutus Unedo* et d'*Arbutus Andrachne*, si bien que ce sel ne fait défaut, parmi les Ericacées languedociennes, que chez *Erica multiflora*, seule espèce qui soit franchement calcicole.

Toutes ces feuilles ont donc la même structure anatomique et répondent au type « éricoïde » parfait.

En définitive, l'appareil végétatif tout entier des Ericacées languedociennes appartenant au genre *Erica* présente une anatomie nettement xérophile.

— La racine et la tige de ces végétaux sont en effet caractérisées par une subérification précoce suivie de lignification du parenchyme cortical et de l'endoderme; bientôt d'ailleurs l'écorce et la majeure partie du tissu subéreux néoformé s'exfolient. Le cylindre central est également très fortement sclérifié.

— Les feuilles sont toujours petites, enroulées sur elles-mêmes. Les stomates sont localisés à l'intérieur d'un ou de deux sillons situés sur la face inférieure de la feuille; l'entrée du sillon est elle-même protégée par de nombreux poils tecteurs. Enfin la protection contre la transpiration est encore accentuée par la présence de cellules épidermiques fortement cutinisées et contenant du mucilage.

Espèces appartenant au genre *Arbutus*

RACINE

La section transversale d'une racine jeune d'*Arbutus Unedo*, pratiquée un peu au-dessus de la région des poils absorbants montre, à l'extérieur, une assise de cellules, petites, dont les parois externes sont assez épaisses, mais faiblement cutinisées (Fig. 18).

Cette assise, d'allure épidermique, est immédiatement suivie d'une rangée de cellules un peu plus grandes à parois très minces et subérisées (*as. s.*)

S'étalent ensuite, formant le tissu cortical, quatre à cinq assises de cellules, à parois épaissies et canaliculées, vraisemblablement

blement formées de mannosu-cellulose. Le diamètre de ces cellules va en diminuant de l'extérieur vers l'intérieur. L'écorce se termine par un endoderme (*end.*) dont les cellules de dimensions variables, ont des parois minces et entièrement subérisées. On note toutefois une ou deux cellules de passage.

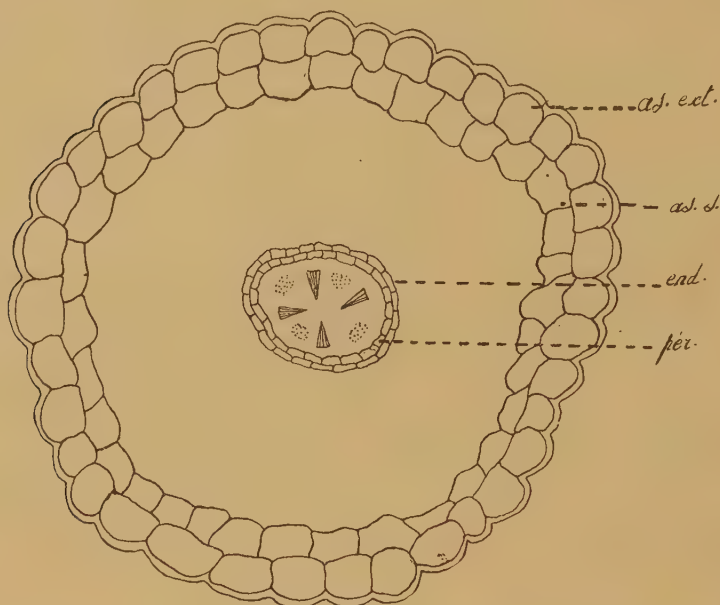


Fig. 48. — Coupe transversale dans la racine d'**Arbutus Unedo L.**
(Stade jeune)

as. ext. assise externe ; *as. s.* assise subéreuse ;
end. endoderme ; *pér.* péricycle.

(Gross' = 220)

Le cylindre central commence par un péricycle (*pr.*) dont les cellules alternent plus ou moins régulièrement avec celles de l'endoderme. Certaines de ces cellules péricycliques ont déjà subi un cloisonnement tangentiel.

Le système vasculaire proprement dit est formé de quatre ilots de bois, comprenant chacun quatre à cinq vaisseaux et alternant avec quatre ilots de liber formés de deux ou trois tubes. Le tissu médullaire n'est représenté que par quelques cellules. Mais tout cet ensemble évoluera d'une façon très rapide.

L'écorce, après avoir augmenté sensiblement de volume, verra ses cellules de réserve se friper, puis se disloquer, principalement au niveau de l'endoderme.

La plupart des cellules endodermiques et certaines des cellules péricycliques ont, dès ce stade, subi une série de cloisonnements tangentiels.

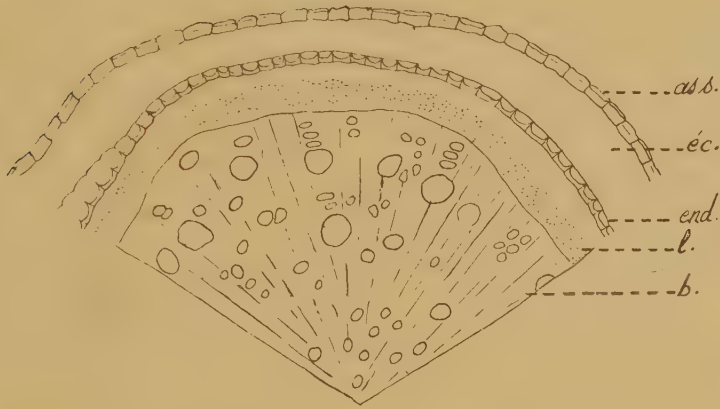


Fig. 19. — Coupe transversale dans la racine d'**Arbutus Unedo** L.
(schéma)
as. s. assise subéreuse ; éc. écorce ; end. endoderme ; l. liber ; b. bois.
(Gross' = 90)

Quant au système vasculaire, il est désormais formé d'un anneau presque continu de liber, séparé par un cambium de la masse ligneuse centrale qui comprend quelques vaisseaux de bois noyés dans du sclérenchyme.

A ce stade, et de novembre à mars, nous avons pu déceler, par les réactifs usuels, la présence d'amidon et de tanin dans toute la racine. Toutefois l'amidon manque dans le suber et il est surtout abondant dans les rayons médullaires et dans certaines des cellules scléreuses qui entourent les vaisseaux de bois ; le tanin, au contraire, prédomine dans l'écorce et le suber.

L'évolution se poursuit (Fig. 19). L'assise externe disparaît, complètement exfoliée ; l'assise subéreuse sous-jacente a épaissi fortement les parois de ses cellules en fer à cheval. Elles sont d'ailleurs imprégnées d'un mélange de lignine et de subérine.

Les cellules du tissu cortical sont désormais fripées, aplaties, serrées les unes contre les autres ; il en résulte une diminution considérable du diamètre du tissu cortical.

La zone de cellules formées au niveau de l'endoderme s'est accrue considérablement et l'assise la plus externe épaissit elle aussi ses parois en fer à cheval.

Le système vasculaire est remarquable par l'énorme développement pris par le bois. Jusqu'à ce stade on ne rencontre pas de cristaux d'oxalate de chaux.

Finalement l'écorce s'exfolie en bloc et seul l'endoderme subérisé protégera désormais le cylindre central ; cet endoderme s'exfolie d'ailleurs, mais il est aussitôt remplacé par l'assise sous-jacente dont les parois se subérisent et s'épaississent encore en fer à cheval.

A ce moment le phelloderme et le liber, ce dernier considérablement réduit par rapport au système ligneux, sont criblés de cristaux de monohydrate d'oxalate de calcium. Le bois est formé d'un nombre restreint de vaisseaux, tous de petites dimensions et noyés dans un abondant tissu scléreux.

Des rayons médullaires partent du centre et vont s'épanouir jusqu'à l'assise subéreuse externe.

L'évolution de la racine d'*Arbutus Andrachne* est en tout point comparable à ce que nous venons de décrire chez *Arbutus Unedo*, mais la structure de la racine jeune diffère légèrement.

C'est ainsi que l'assise subéreuse externe est ici rejetée vers l'endoderme. Plus tard ses parois s'épaissiront et s'incrusteront de lignine comme dans l'espèce précédente. Il n'existe d'autre part dans le cylindre central que trois faisceaux ligneux au lieu de quatre, alternant avec trois faisceaux libériens.

A l'état adulte, l'anatomie de la racine d'*Arbutus Andrachne* est comparable à celle d'*Arbutus Unedo*.

Chez les Ericacées appartenant au genre *Arbutus*, l'exfoliation de l'écorce s'arrête donc, dans la racine âgée, au niveau du tissu subéreux d'origine endodermique, alors que, nous l'avons vu, dans les espèces appartenant au genre *Erica*, le système libérien est complètement dénudé.

TIGE

L'analogie entre *Arbutus Unedo* et *Arbutus Andrachne* que nous venons de constater dans la racine, s'observe encore dans la tige, mais en raison de l'exfoliation particulièrement intense des rameaux d'*Arbutus Andrachne*, nous insisterons sur l'anatomie de cette espèce.



FIG. 20. — Coupe transversale dans la tige d'*Arbutus Andrachne* L.
(schéma). Stade jeune.

ép. épiderme; p. c. parenchyme cortical; end. endoderme;
l. liber; t. méd. tissu médullaire.

(Gross⁺ = 70)

La tige d'*Arbutus Andrachne* est caractérisée à l'état jeune, comme celle d'*Erica multiflora*, par un développement considérable du tissu médullaire (Fig. 20).

L'épiderme (ép.) est encore formé de cellules petites à parois externes fortement convexes, mais il est glabre. Il est recouvert d'une forte couche de cutine qui imprègne d'ailleurs les parois latérales, et même, aux angles, la membrane interne.

L'écorce est remplie par un tissu d'allure collenchymateuse à parois cellulósiques très épaissies et présentant de nombreux méats. Il se termine par un endoderme (end.) qui n'est recon-

naissable *que par son contenu cellulaire*. Il contient, en effet, des grains d'amidon (1) petits et ovoïdes alors que les cellules environnantes en sont dépourvues.

Sous cet endoderme l'assise péricyclique (*as. pér.*) se fragmente en une zone de cellules plus petites, à parois cellulósiques et présentant quelques méats.

On rencontre ensuite des paquets de liber primaire et une zone de cellules d'origine cambiale pour la plupart encore indifférenciées. A peine peut-on noter vers l'extérieur quelques tubes de liber secondaire et vers l'intérieur quelques vaisseaux de bois secondaire (b_2).

Les cônes de bois primaire (b_1) sont par contre parfaitement apparents et séparés par de larges rayons médullaires dont les cellules ont un contenu coloré en jaune-orangé par le Soudan III.

Ces rayons médullaires se continuent dans le cambium, traversent la zone péricyclique et vont s'épanouir dans l'écorce au niveau de l'endoderme.

Le centre de la tige est occupé par une moelle volumineuse à parois *minces* et *cellulosiques* ne contenant, ni grains d'amidon ni cristaux d'oxalate de chaux.

Malgré son épiderme fortement cutinisé cette tige a une structure quelque peu hygrophile, mais cette structure se modifiera bientôt.

A un stade plus avancé (Fig. 21), le revêtement de cutine est accru, et les parois internes elles-mêmes de l'épiderme sont presque entièrement imprégnées de cutine.

De plus, se dressent de nouveaux poils tecteurs coniques et pluricellulaires ; certains d'entre eux sont couronnés par un bouquet de cellules.

Le tissu cortical et l'endoderme conservent le même aspect. Par contre certaines de ces cellules de la zone péricyclique épaississent puis lignifient leurs parois : ces fibres (*f. pr.*) sont isolées en paquets par l'épanouissement des rayons médullaires. Il faut noter, d'autre part, que cette zone péricyclique ne se

(1) Contrairement à l'opinion admise nous avons vérifié la présence d'amidon dans la tige d'*Arbutus Andrachne* en novembre, février, mars, avril, mai.

transformera pas tout entière en fibres ; on retrouve toujours au niveau du liber une ou deux assises de cellules à parois cellulósiques.

Le système vasculaire augmente de proportions par suite du développement du liber et du bois secondaires. Le bois primaire (b_1) reste encore très apparent.



Fig. 24. — Coupe transversale dans la tige d'*Arbutus Andrachne* L.
(schéma). Stade plus âgé.

ép. épiderme ; end. endoderme ; f. pr. fibres pérícycliques ;
l. liber ; b2. bois secondaire ; b1. bois primaire.

(Gross' = 90)

La moelle est désormais formée de cellules de taille et de forme variables, mais à parois légèrement épaissies, canaliculées et en voie de lignification. De plus, par places certaines d'entre elles « paraissent divisées en un petit nombre de compartiments par des cloisons plus minces, dans ces compartiments se trouvent des cristaux simples d'oxalate de chaux » GRIS 1870). Ce sont des cristaux prismatiques de monohydrate d'oxalate de calcium.

L'oxalate apparaît donc dans le tissu médullaire lors de la dégénérescence du protoplasma, dégénérescence qui paraît être en relation étroite avec la formation d'une quantité importante d'acide oxalique. D'ailleurs FREY (1923) a montré que l'oxalate *monohydraté* prenait naissance dans les cellules où se trouve un excès d'acide oxalique. D'autre part, d'après HANSTEEN-CRANNER (1914), l'ion calcium accélère la transpiration et il n'est pas impossible que l'insolubilisation d'une quantité importante de ce métal bivalent sous forme d'oxalate, n'ait comme conséquence une diminution de la transpiration.

DOULIOT (1889) signale que dans la tige d'*Arbutus Andrachne* l'écorce n'est pas exfoliée, mais détruite. Bien que nous n'ayons pas observé ce phénomène avec autant de netteté que dans la description de DOULIOT, nous avons vu cependant l'écorce se détacher en bloc, l'endoderme compris.

Les cellules lignifiées de la zone péricyclique se fragmentent et tombent.

A ce moment un nouveau système de protection contre les agents extérieurs et la trop grande perte d'eau est apparu ; l'assise la plus interne de la zone péricyclique se divise, en effet, d'une façon très active par une série de cloisonnements tangentiels. La première assise formée s'imprègne de subérine et assurera avec quelques fibres péricycliques encore adhérentes la protection de la tige.

Tout le tissu libérien est à ce stade criblé de cristaux monohydratés d'oxalate de calcium. Quant aux cellules de la moelle elles sont véritablement bourrées de grains d'amidon, et ce détail est intéressant car les coupes précédentes pratiquées sur le même rameau en étaient dépourvues.

L'évolution se poursuit, la moelle se réduit tandis que le système ligneux prend un développement de plus en plus considérable.

Ainsi dans une tige de deux ans (Fig. 22) on observe à l'extérieur, une ou deux assises de cellules subéreuses (*as. sub.*) d'ailleurs plus ou moins épaissies en fer à cheval comme celles de la racine. Ces cellules subéreuses s'exfolient lentement par fragments

au fur et à mesure que l'assise sous-jacente se modifie et s'incruste. Les parois internes de ces cellules s'imprègnent là encore de lignine tandis que les parois externes restent subérisées. Toutefois le phénomène est moins net que dans la racine.



Fig. 22. — Coupe transversale dans la tige d'*Arbutus Andrachne* L.
(schéma) Stade âgé.

t. exf. tissu exfolié ; *as. sub.* assise subéreuse ;
phel. phelloderme ; *l.* liber ; *b.* bois.

(Gross* = 70)

On retrouve vers l'intérieur l'assise génératrice, une ou deux rangées de cellules phellodermiques (*phel.*) et le liber contenant toujours de nombreux cristaux d'oxalate de calcium.

Le bois très développé est formé de quelques vaisseaux noyés dans un épais tissu fibreux.

Les cellules de la moelle sont désormais fortement épaissies, incrustées de lignine et contiennent toujours des cellules à oxalate de calcium.

En résumé l'adaptation progressive de cette espèce aux conditions de sécheresse du milieu se manifeste ici en toute évidence.

Par suite d'une exfoliation selon un rythme particulier le tronc d'*Arbutus Andrachne* est réduit au cylindre central à peine protégé par une ou deux assises de cellules épaissies en fer à cheval.

Ces cellules imprégnées de substances tanniques plus ou moins

oxydées forment à la surface une mince pellicule brunâtre qu'il suffit d'enlever pour atteindre le liber.

On ne saurait donc mieux définir l'*Arbutus Andrachne* que par le terme d'« arbre sans écorce » employé par THÉOPHRASTE pour désigner cette espèce.

La structure de la tige d'*Arbutus Unedo* est trop proche de celle que nous venons de décrire chez *Arbutus Andrachne* pour qu'il soit nécessaire d'en donner une description détaillée, toutefois l'évolution se fait ici suivant un rythme un peu plus lent.

C'est ainsi que les cellules corticales s'en vont par strates successives et que les assises les plus internes persistent assez longtemps ; l'exfoliation s'arrête en général un peu au-dessus des fibres péryccliques et le revêtement du cylindre central n'est plus réduit, comme chez *Arbutus Andrachne* à une ou deux assises de cellules subéreuses.

On retrouve de nombreux cristaux prismatiques et monohydratés d'oxalate de calcium dans le liber, mais il faut noter que les cristaux apparaissent ici alors que le tissu cortical existe encore.

De plus nous ne pouvons que confirmer l'observation de GRIS (1870) sur l'absence de cellules cristalligènes dans la moelle,

Par contre pendant presque toute l'année, les rayons médullaires présentent de l'amidon, mais en bien moins grande quantité que dans la racine.

Le tanin existe, mais peu abondant, dans le suber, les rayons médullaires et la moelle.

Nous voyons donc qu'on retrouve dans la tige et dans la racine de ces deux espèces du genre *Arbutus* la xérophilie primitive de la famille des Ericacées ; ces caractères xérophiles paraissent toutefois moins accusés que chez les espèces appartenant au genre *Erica*.

"FEUILLE

La structure de la feuille d'*Arbutus Andrachne* (Fig. 23) à l'état jeune est banale.

Au niveau de la nervure médiane, un arc ligneux avec bois

primaire et bois secondaire est séparé par un cambium de l'arc libérien, puis deux masses de fibres péricycliques s'opposent

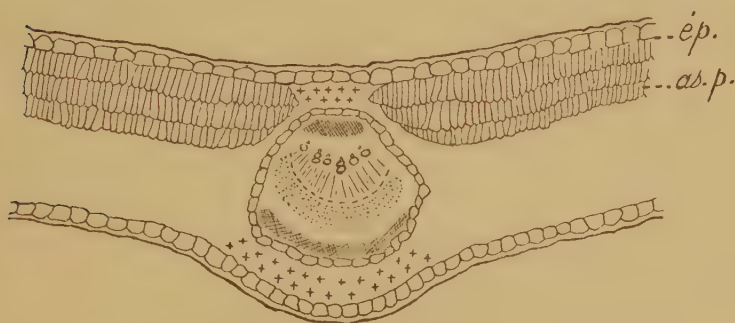


Fig. 23. — Coupe transversale dans la feuille d'**Arbutus Andrachne** L. (schéma) Stade jeune.

ép. épiderme : *as. p.* assise palissadique.

(Gross⁺ = 80)

l'une au bois et l'autre au liber. Chacun de ces paquets de fibres est lui-même coiffé d'un peu de collenchyme.

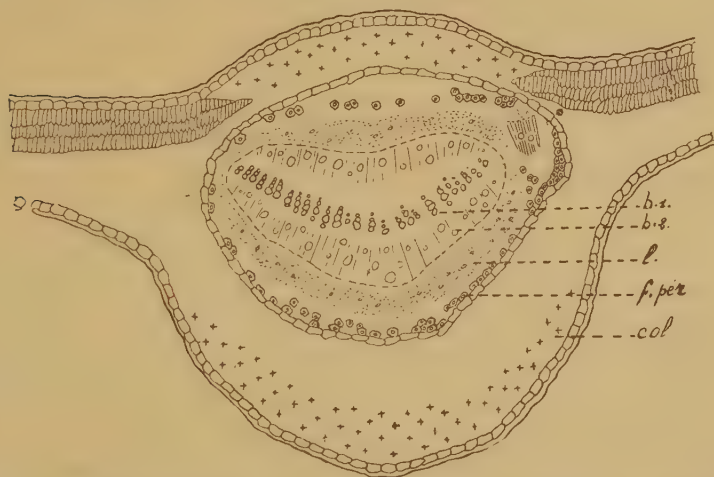


Fig. 24. — Coupe transversale dans la feuille d'**Arbutus Andrachne** L. (schéma)

b. p. bois primaire ; *b. s.* bois secondaire ; *l.* liber :

f. pér. fibres péricycliques ; *col.* collenchyme.

(Gross⁺ = 60)

L'endoderme est très net avec quelques rares cristaux monohydratés d'oxalate de calcium.

Le limbe est hétérogène, asymétrique, et il existe trois assises de cellules palissadiques, sous l'épiderme supérieur. Les stomates sont exclusivement localisés à la face inférieure.

Dans une coupe de feuille plus âgée, on voit apparaître, par suite d'un repli du cambium à la face supérieure, un deuxième arc vasculaire orienté en sens inverse du premier et qui s'en différencie par l'absence de bois primaire. D'autre part, le liber secondaire ne semble pas provenir tout entier du cambium. En effet, quelques cellules, restées jeunes, se cloisonnent en tout sens à la façon d'un méristème et donnent naissance à des tubes libériens.

Ce deuxième arc, apparu au sein de la moelle primitive, présentera des cellules médullaires sur ses deux faces, au niveau du bois et du liber.

Tout cet ensemble vasculaire prend bientôt la forme d'une ellipse à grand diamètre transversal (Fig. 24). Il reste entouré par un endoderme très net et par un anneau discontinu de fibres péricycliques ; il est coiffé par deux masses de cellules collenchymateuses (*col.*). Les méats de ce collenchyme sont très développés et il se produit très souvent à leur niveau un décollement des cellules le long de la lamelle moyenne.

L'épaississement des colloctes va en diminuant de l'épiderme vers l'endoderme au voisinage duquel les cellules contiennent de grandes quantités d'oxalate de calcium en mâcles. Le liber est également riche en oxalate de chaux, mais les cristaux dans ce cas sont simples.

On retrouve dans le limbe les trois assises de cellules palissadiques signalées plus haut.

La feuille d'*Arbutus Unedo* (Fig. 25) est très semblable ; l'évolution est cependant ici plus rapide et il devient plus difficile de retrouver le stade jeune à structure normale.

Signalons encore, dans les cellules épidermiques, un décollement très fréquent de la membrane ; le plus souvent au niveau de la face externe, qui est convexe, épaissie et de nature mucilagineuse.

L'oxalate de chaux paraît être encore plus abondant que chez *Arbutus Andrachne*.

Dans le limbe on rencontre en général deux, rarement trois assises de cellules palissadiques. Nous avons cherché vainement à localiser l'amidon dans les feuilles de ces deux espèces ; par contre les tanins sont très faciles à déceler dans le limbe et au niveau de la nervure médiane, dans l'écorce, le liber, et les rayons médullaires.

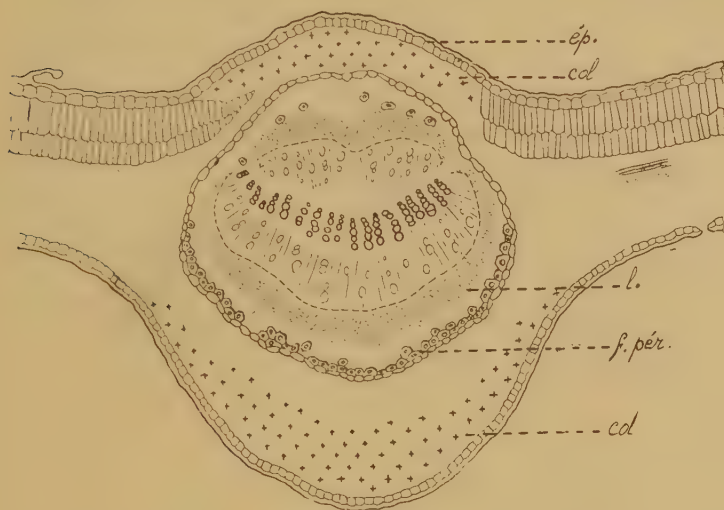


Fig. 25. — Coupe transversale dans la feuille d'*Arbutus Unedo* L. (schéma)
ép épiderme ; col. collenchyme ; l. liber ; f. pér. fibres péricycliques.
(Gross' = 60)

Les feuilles de ces deux Arbousiers, tout en conservant certains caractères xérophiles ont donc cependant une structure nettement plus mésophile que les feuilles des espèces précédemment étudiées et appartenant au genre *Erica*.

*
* *

En résumé, tous les organes végétatifs des espèces languedociennes appartenant au genre *Erica*, présentent une structure profondément xérophile, avec des racines et des tiges fortement sclérifiées, des feuilles enroulées sur elles-mêmes, parfaitement protégées contre une transpiration excessive par une épaisse cuticule et la présence de mucilage dans les cellules épider-

miques. Les stomates sont localisés à l'intérieur d'un sillon frangé de nombreux poils tecteurs.

Les espèces du groupe *Arbutus* par contre, si elles présentent encore de nombreuses traces de la xérophilie primitive de la famille des Ericacées, ont cependant des feuilles largement étalées et de structure nettement plus mésophile que celle des espèces du groupe précédent.

Cette étude anatomique confirme donc en la précisant la conclusion formulée après l'étude morphologique : il existe bien un degré dans la xérophilie des Ericacées étudiées.

La xérophilie des espèces appartenant au genre *Erica* est très accusée, celles des espèces du genre *Arbutus* est très faible.

A l'intérieur de chaque groupe par contre, malgré des conditions écologiques variables et un enracinement parfois différent, la structure anatomique des espèces est très homogène et il serait illusoire de vouloir établir une graduation de la xérophilie de ces végétaux d'après leur anatomie.

TROISIÈME PARTIE

RECHERCHES ÉCOLOGIQUES
ET PHYSICO-CHIMIQUES

A l'exemple du plus grand nombre des physiologistes, et en raison de difficultés techniques, nos expériences n'ont porté que sur les seuls échantillons de feuilles. Certes, cet organe, dans lequel s'élabore une partie importante des produits nécessaires à la vie de la plante, est celui qui présente le plus d'intérêt en physiologie, mais il reste bien évident qu'il eût été préférable d'étudier simultanément les rameaux et les racines. Il est même indispensable, ainsi que l'a montré COMBES (1) pour résoudre certains problèmes, et en particulier celui de la migration des substances nutritives, « d'étendre les recherches non seulement aux plantes entières, mais encore au sol dans lequel elles se développent ».

(1) R. COMBES. — Emigration des substances azotées vers les tiges et les racines des arbres au cours du jaunissement automnal. *Rev. Gén. Botan.*, t 38, p. 67, 1927.

CHAPITRE PREMIER.

Le Milieu

En raison de l'influence particulièrement active des facteurs externes sur le métabolisme végétal, nous nous sommes efforcé de préciser les conditions édaphiques et climatiques auxquelles étaient soumises les Ericacées languedociennes au cours de nos expériences.

Conditions édaphiques. — *Erica multiflora*, espèce calcicole, a été étudiée à Fontfroide (7 km. de Montpellier), commune de Montferrier, au lieu dit « La Tour Piquet » ; c'est une colline, exposée au sud-ouest et dont la pente est environ 10-15 ; elle est recouverte en partie par l'association à *Rosmarinus officinalis* et *Lithospermum fruticosum* ; le degré de couverture est à peu près de 80 o/o.

Le sol est marneux, humide en hiver (20 o/o d'eau en volume à 30 cm. de profondeur), très sec en été (6 o/o en volume à la même profondeur). Le substratum est formé de marnes calcaires imperméables.

Les autres Ericacées ont été choisies dans le bois de Mezouls (10 km. de Montpellier), commune de Mauguio, qui est un bois mixte formé par l'association à *Quercus Ilex* avec celle à *Quercus pubescens*.

La végétation correspond au *Quercetum ilicis galloprovincialis* facies à *Carex distachya* et *Viburnum Tinus*, décrite par BRAUN BLANQUET (1935).

Ce bois est situé sur une terrasse formée d'alluvions quaternaires du Rhône. On y rencontre de nombreux cailloux roulés, siliceux et recouverts d'une faible couche de terre fine (30 cm).

Dans ce bois existe *Arbutus Andrachne*, espèce d'ailleurs méditerranéenne, mais introduite il y a environ un siècle.

Divers prélèvements, destinés à servir de termes de comparaison, furent encore effectués à Montarnaud (20 km. de Montpellier), non loin de la ferme dite « Les Chênes ».

Le sol à cet endroit est en général assez riche en carbonate de calcium (10 à 20 o/o de surface), mais par place le terrain, très chargé en quartzites, ne contient pas de calcaire.

Il n'est donc pas étonnant que l'on rencontre, à quelques mètres de distance, une chênaie de *Quercus Ilex* contenant *Arbutus Unedo*, et l'association à *Rosmarinus officinalis* et *Lithospermum fruticosum*, dont *Erica multiflora* est une des caractéristiques.

Toutefois la composition floristique du *Quercetum ilicis* est ici moins équilibrée qu'à Mezouls. Cette association soumise à des coupes fréquentes est en effet plus dégradée.

Il en résultera des conditions microclimatiques quelque peu différentes entre les deux stations et en particulier une pénétration plus intense de la lumière à Montarnaud.

A Murviel (10 km. de Montpellier), nous avons effectué des prélèvements d'*Arbutus Unedo*, *Erica scoparia*, *Erica arborea* dans une combe décalcifiée. La végétation, formée là encore par l'interpénétration des associations à *Quercus Ilex* et à *Quercus pubescens*, est très comparable à celle de Mezouls, mais également plus dégradée.

Enfin, nous avons pu expérimenter dans une propriété privée, Campagne « Les Pommettes ». On rencontre dans cette campagne, presque côte-à-côte, et plantés il y a environ cinquante ans, des pieds d'*Arbutus Unedo*, d'*Arbutus Andrachne* et d'*Erica multiflora* exposés en plein soleil.

Ces végétaux sont de belle venue et ne paraissent nullement souffrir.

Conditions climatiques. — La région languedocienne est soumise à l'action du climat méditerranéen, dont les caractéristiques sont trop connues pour qu'il soit nécessaire de s'y appesantir. Nous nous contenterons donc de rappeler que l'hiver est

généralement doux, sans gelées sérieuses ; les mois de janvier et de février sont secs avec des journées ensoleillées et d'une limpidité remarquable lorsque souffle le mistral.

Par contre les mois de mars et d'avril sont souvent pluvieux : la température augmente régulièrement et elle atteint son maximum, en général très élevé (env. 40°) au mois de juillet. L'été est toujours sec et chaud.

Cette chaleur ne diminue que lentement pendant les mois d'automne, qui sont en revanche souvent gratifiés de précipitations atmosphériques « d'une rapidité et d'une violence inouïes » (1). Et il est désormais classique de souligner, en raison du caractère de ces pluies, que la moyenne pluviométrique — plus élevée qu'à Paris — ne caractérise nullement les deux climats (CHAPTAL., 1928).

Il nous a paru intéressant d'indiquer également les principales données climatiques des mois de 1934-35 au cours desquels ont eu lieu nos expériences (2).

Si l'on se rapporte au tableau 1 on constate, à partir du mois de mai, un déficit pluviométrique qui se continue jusqu'au début novembre.

Les températures mensuelles sont restées pendant la même période supérieures aux normales, exception faite du mois d'août qui a accusé un déficit de près de 1°. En juillet, par contre, la température moyenne a dépassé la normale de 1°6 et le maximum a été, à six reprises, égal ou supérieur à 35°. C'est pendant ce même mois que la moyenne de l'état hygrométrique est la plus basse et l'évaporation moyenne la plus élevée.

L'automne chaud et pluvieux s'est terminé par un mois de novembre froid et particulièrement humide (223,4 mm.), au cours duquel l'évaporation moyenne est tombée à 1,6.

L'hiver a été tout à fait caractéristique du climat méditerranéen, avec un mois de décembre pluvieux, alors qu'au contraire

(1) Sion. — *Loc. cit.*

(2) Ces renseignements nous ont été communiqués par M. CHAPTAL, directeur de la Station de Physique et de Climatologie agricoles de Montpellier ; nous tenons à lui renouveler ici l'expression de notre vive gratitude.

Tableau 1

Conditions climatiques de l'année 1934-1935.

Mois	ETAT HYGROMÉTRIQUE Moyenne mensuelle des min. et max. journaliers	PLUIE		TEMPÉRATURE moyenne	EVAPORATION moyenne
		totale	Nombre de jours		
	grammes	mm.		degrés cent.	mm. par cm ²
Juin	57.4	15.9	5	21°84	6.4
Juillet	54.6	0.5	1	25°28	7.8
Août	58.1	33.9	5	22°15	5.7
Septembre	-66.5	50	5	20°78	3.3
Octobre	69.7	56.1	4	15°33	3.2
Novembre	73	223.4	12	8°29	1.6
Décembre	75.32	126.3	16	9°3	1.69
Janvier	62.81	4.8	2	4°46	2.9
Février	64.21	13	4	8°43	3.68
Mars	59.94	170.5	8	9°99	3.99
Avril	61.8	31.4	8	12°9	4.55
Mai	68.77	158.6	15	15°19	3.14
Juin	62.63	gouttes	0	21°58	4.90

Tableau 2

Conditions climatiques de l'année 1933.

Mois	ETAT HYGROMÉTRIQUE Moyenne mensuelle des min. et max. journaliers	PLUIE		TEMPÉRATURE moyenne	EVAPORATION moyenne
		totale	Nombre de jours		
Décembre 1932	grammes 83.8	mm. 294.3	21	degr. cent. 9°3	mm. par cm ² 4
Janvier 1933	68	102.4	8	4°8	2.2
Février	64.4	70.9	5	7°56	3.4
Mars	66.7	22.2	11	11°01	3
Avril	86.7	29	7	14°87	3.4
Mai	54.6	12.3	6	17°87	4.5
Juin	60.4	42.4	11	18°88	4.6
Juillet	83.4	4.2	3	24°32	7.5
Août	85	3.4	2	25°13	6.9
Septembre	74.3	468.4	16	20°29	3.0
Octobre	78.5	71.5	11	15°44	2.2
Novembre	75.2	148.1	15	8°57	1.9

Tableau 3

*Conditions microclimatiques dans le sous-bois de Mezouls à l'endroit
des prélèvements.*

ARBUTUS UNEDO L. et A. ANDRACHNE L.

à 1^m,80 de hauteur

DATES	TEMPÉRATURE degrés		DÉFICIT HYGROM. gr.		LUMIÈRE lux.		EVAPORATION cm ³	
	Matin	Midi	Matin	Midi	Matin	Midi	Matin	Midi
12 juin 1934	22	29	6.0	15.6	»	»	1	6
10 juillet	24	27	3.4	7.5	»	»	0.5	4.2
26 août	22	30	6.4	16.2	600	1.800	1	8
18 septembre ..	18	24	2	8	690	1.700	1	3
21 novembre ...	5	10	1	4	340	1.160	1	2
23 janvier 1935 .	4	6	1	3	260	920	0.5	2
2 avril	11	16	6	8.7	650	2.200	1	4.7
22 juin	26	31	11	17	530	1.200	2.3	6.3

ERICA ARBOREA L. et E. SCOPARIA L.

à 1^m,20 de hauteur

12 juin 1934	15.5	29	8.2	15.3	»	»	1	6.5
10 juillet	22	28	1	9	»	»	0.5	4.0
26 août	15	30	6	18	530	1.350	2	5.3
18 septembre ..	17	25	1	7	600	1.500	0.5	2.5
21 novembre ...	6	8	1	3	350	1.200	0.2	1.5
23 janvier 1935 .	1	6	1	2	220	850	0.2	1.2
2 avril	8	16	2	7	570	2.200	0.5	3
22 juin	26	30	12	16	480	1.100	1.2	5

Tableau 4

*Conditions microclimatiques dans le Rosmarineto Lithospermetum,
à Fontfroide, à l'endroit des prélèvements.*

ERICA MULTIFLORA L.

à 1^m,20 de hauteur

DATES	TEMPÉRAT.		DÉFICIT HYGROM.		LUMIÈRE		EVAPORATION	
	degrés		gr.		lux.		cm ³	
11 juin 1934.....	25	35	11.8	25.2	»	»	0.1	0.9
9 juillet.....	25	30	15.7	17.2	»	»	0.2	1.2
26 août.....	22	33	13.5	28.8	1.200	31.000	0.3	1.2
17 septembre....	20	28	12.1	14.3	1.500	29.000	0.2	0.9
20 novembre....	9	13	3.5	6.5	980	21.000	0.1	0.3
23 janvier 1935..	5	12	2.7	3.4	750	23.000	0.1	0.3
2 avril.....	10	27	6.5	20			0.2	0.9
21 juin.....	26	37	17	30			0.2	1.3

Tableau 5

Conditions microclimatiques dans le parc de la Campagne « Les Pommettes ».

ARBUTUS UNEDO L. et A. ANDRACHNE L.

DATES	TEMPÉRATURE degrés		DÉFICIT HYGR. gr.		LUMIÈRE lux.		EVAPORATION cm ³	
	Matin	Maxim.	Matin	Maxim.	Matin	Maxim.	Matin	Maxim.
20 août.....	18	30	2	25.2	2.000	26.000	0.1	0.9
22 novembre..	10	13	5	6.8	1.800	21.000	0.1	0.4

ERICA MUTLIFLORA L.

20 août.....	20	32	5	23.0	2.200	23.000	0.2	1.0
22 novembre..	13	20	5	11.5	1.700	20.000	0.1	0.3

les mois de janvier et février étaient secs. Seul le mois de janvier a été vraiment froid, et c'est en décembre que la moyenne de l'état hygrométrique aura atteint son maximum avec 75°32.

Le printemps, le mois d'avril mis à part, a été pluvieux et la température légèrement plus basse qu'à l'ordinaire.

En résumé, pendant la période comprise entre juin 1934 et juin 1935, au cours de laquelle ont eu lieu nos expériences, les mois les plus humides ont été les mois de novembre, décembre, mars et avril. Janvier et février, par contre, ont été secs et froids, et le mois de juillet sec et chaud.

Nous aurons très souvent, au cours de notre travail, à faire appel à ces données, et, en particulier, à les comparer avec les conditions climatiques de l'année 1933, résumées dans le tableau 2.

Conditions microclimatiques. — Quant aux valeurs des facteurs microclimatiques au moment des prélèvements, on les trouvera résumées dans les tableaux 3, 4 et 5, et traduites in-extenso sous forme de graphiques ; mais, comme l'influence du microclimat est particulièrement nette sur la transpiration, nous avons cru préférable de réunir les graphiques à l'étude de cette fonction physiologique.

Ces courbes seront d'ailleurs applicables à toutes les autres recherches puisque les prélèvements ont été effectués les mêmes jours et aux mêmes heures ; il suffira de s'y reporter.



Planche VII
Balance portative BUNGE-STOCKER.

CHAPITRE II

Variations des principaux constituants cellulaires

Prélèvements. — Les expériences ont été effectuées, pour chaque espèce, sur deux pieds voisins et morphologiquement semblables, et, afin d'obtenir des résultats comparables, nous avons opéré toute l'année sur les mêmes individus.

Dans les espèces appartenant au genre *Erica*, plusieurs rameaux comparables entre eux, et choisis à la même hauteur sur le végétal, étaient sectionnés environ à dix centimètres de leur extrémité; les feuilles étaient détachées de leurs axes et mélangées; de cet échantillon moyen il était préparé d'abord quatre lots de cinq grammes destinés aux dosages des substances minérales et des substances azotées; nous utilisions pour la pesée la balance portative BUNGE-STOCKER, sensible au demi-milligramme (Pl. VII).

Puis, afin d'obtenir le suc, sur lequel furent effectués les dosages des principaux constituants cellulaires, ce qui restait de l'échantillon de feuilles était ensuite placé dans des tubes de verre cylindriques, genres tubes de BOREL. Ces tubes, fermés par des bouchons de liège ou mieux de caoutchouc, étaient eux-mêmes introduits dans des boîtes en aluminium à couvercle vissé. Le tout était aussitôt porté au bain-marie bouillant pendant vingt minutes, puis abandonné jusqu'à complet refroidissement.

De retour au laboratoire le suc foliaire était alors extrait au moyen d'une presse dont la description sera donnée ultérieurement.

Les pieds d'*Erica multiflora*, d'*Erica arborea*, d'*Erica scoparia* sur lesquels nous avons expérimenté étaient âgés d'environ quinze ans.

Trois prélèvements étaient ainsi effectués au cours de la journée; le premier, le matin à 7 h. en été, à 8 h. en hiver; le deuxième à midi; le dernier le soir à 17 h. en hiver et 19 h. en été.

Pour les Arbousiers, en raison des dimensions beaucoup plus grandes des feuilles, d'autres précautions sont indispensables.

Plusieurs rameaux, comparables entre eux, approximativement du même âge et choisis à la même hauteur sur le végétal, étaient repérés le matin; ils servaient pour les trois prélèvements effectués au cours de la journée.

Le matin on ne récoltait qu'une feuille sur trois (1-3-6-9, etc...)

A midi on récoltait les feuilles de deux en deux.

Le soir enfin on récoltait les dernières feuilles.

Avec quelques précautions on arrive de la sorte à obtenir des échantillons comparables.

A. — L'EAU

I. — ETUDE DES FEUILLES (ORGANES ENTIERS)

Technique. — Pour déterminer la teneur en eau, nous avons, selon la méthode habituelle, calculé la différence entre le poids de la substance fraîche et celui de la substance sèche par dessiccation des plantes à l'étuve à 97°-98° jusqu'à poids constant: 18 à 24 heures sont en général nécessaires. Notons que chaque fois, la substance fraîche a été pesée sur place, dès la récolte, au moyen de notre balance portative; nous évitions de la sorte une perte de poids, nullement négligeable, due à la transpiration du végétal pendant son transport au laboratoire.

Résultats. — *Variations saisonnières.* — Les résultats, rapportés à 100 grammes de substance fraîche, sont consignés dans le tableau 6 et représentés par les courbes du graphiques I. Ils expriment la moyenne de trois prélèvements effectués l'un le matin, l'autre à midi, le dernier le soir: chaque prélèvement étant lui-même formé de deux lots provenant de deux pieds choisis aussi semblables que possible.

Tableau 6

Variations saisonnières de l'eau contenue dans les feuilles.

NOMS DES ESPÈCES	QUANTITÉS D'EAU CONTENUES DANS 100 GRAMMES DE SUBSTANCE FRAICHE									
	44.5	45	44	42	44	43	43.5	41	44.5	43.5
<i>Erica multiflora</i>										
<i>Erica arborea</i>	75	68	64	63	65	61	65	63	63	68
<i>Erica scoparia</i>	78.5	69.2	68	66.5	66	62	65	63	67	70
<i>Arbutus Unedo</i>	70	67	61	60	61	58	60	59	65	67
<i>Arbutus Andrachne</i> ..	72	71	57	57	58	57	60	59	64	70
	Jun 11-12	Juillet 9-10	Août 28-26	Septembre 17-18	Novembre 20-21	Janvier 23-22	Mars 18-19	Avril 1-2	Mai 27-28	Jun 21-22

Nous voyons qu'*Erica multiflora* se distingue des autres espèces par une faible teneur en eau (43 gr. en moyenne) et par une courbe annuelle d'une uniformité remarquable.

D'autre part, le contenu en eau qui commence à s'élever légèrement en mai, atteint son maximum (48 gr.) en juillet, mois le plus chaud de l'année 1934; nous trouverons l'explication de cette particularité dans l'étude de la transpiration, qui, pour cette espèce, et malgré des valeurs microclimatiques élevées (v. tableaux 3 et 4) a diminué sensiblement à cette même époque.

La teneur en eau du végétal, encore élevée en août, s'abaisse cependant à la fin de l'été en septembre, mois qui par exception demeura relativement sec. Elle ne se relèvera qu'avec les pluies du mois de novembre.

Erica arborea et *Erica scoparia*, malgré une morphologie et une structure anatomique qui, nous l'avons vu, se rapprochent beaucoup de celles d'*Erica multiflora*, ont une teneur en eau beaucoup plus élevée et des courbes saisonnières d'allure nettement différente.

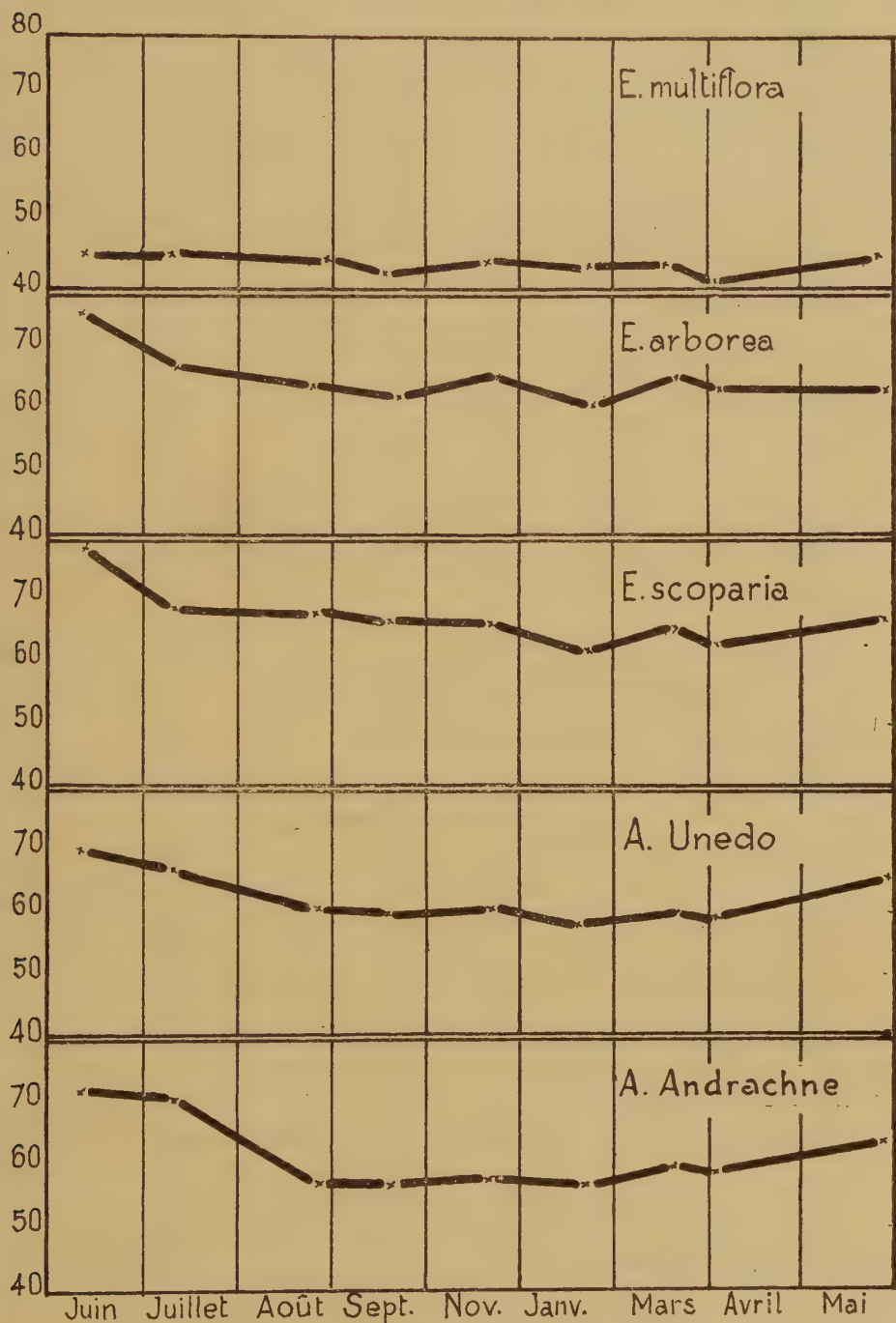
Le maximum est atteint en juin 1934 et à partir de ce moment la courbe s'abaisse régulièrement jusqu'en janvier; elle se relèvera cependant faiblement en novembre et nous retrouverons un autre sommet au moment des pluies de mars.

Nous voyons donc que ces plantes, bien qu'elles aient été étudiées dans un sous-bois, dans des conditions optimales de végétation, malgré même un enracinement plus profond dans le cas d'*Erica arborea*, perdent, pendant l'été, une quantité d'eau plus importante qu'*Erica multiflora* situé en pleine garigue. De plus, l'écart entre le maximum et le minimum est ici très accusé, surtout pour *Erica scoparia* (78,5 — 62); les feuilles de cette

(1) On peut nous objecter que tous nos résultats sont rapportés au poids de la substance fraîche ou sèche, et non pas à la surface. Nous reconnaissons toute l'importance de cette observation, en particulier pour l'étude de la transpiration. Mais nous ferons remarquer que nous avons entrepris ici une étude comparative des Ericacées languedociennes, et nous ne pouvions songer, pour les espèces appartenant au genre *Erica* à rapporter nos résultats à la surface, car, en dehors de la difficulté de mesurer la surface des 2 à 3000 feuilles qui constituent un prélèvement normal de 3 à 4 gramme de feuilles d'*Erica*, le coefficient d'erreur devient tel qu'il enlève une grande partie de leur valeur aux données ainsi obtenues.

Graphique n° 1

Courbes des variations saisonnières du contenu en eau dans les feuilles de : *Erica multiflora* L., *Erica arborea* L., *Erica scoparia* L., *Arbutus Unedo* L., *Arbutus Andrachne* L.



Résultats exprimés en grammes d'eau contenue dans 100 gr. de substance fraîche

espèce sont légèrement plus riches en eau que celles d'*Erica arborea*.

Les graphiques relatifs à la teneur en eau des feuilles des deux Arbousiers nous montrent une hydratation encore élevée, mais cependant plus faible que celle des feuilles d'*Erica arborea* et d'*Erica scoparia*.

Là encore la courbe s'abaisse pendant les mois chauds, même pour *Arbutus Andrachne*, et bien que cette espèce soit eu-méditerranéenne ; toutefois l'amplitude des courbes est ici moins grande et il faut peut-être en chercher les raisons dans l'enracinement plus profond de ces deux espèces. Ceci expliquerait également que les courbes ne se relèvent que très peu au moment des pluies de novembre et de mars.

Dans toutes ces Ericacées sans exception, nous constatons une teneur en eau plus faible en juin 1933 qu'en juin 1934. Il suffit de se reporter au tableau 1 des données climatiques pour en avoir l'explication : le mois de juin 1933 a été en effet particulièrement sec.

Nous avons encore suivi, mais d'une façon très irrégulière par suite de l'éloignement du matériel, les variations du contenu en eau chez *Erica cinerea* ; nous dirons simplement que les valeurs trouvées étaient en général voisines de celles que nous avons indiquées à propos d'*Arbutus Unedo*, sauf en été, où le poids de substance sèche s'est élevé considérablement (62 gr. en juillet 1933 contre 48 gr. pour *Arbutus Unedo* à Montarnaud).

Quant aux variations journalières, vue la légère imprécision, bien connue, de la détermination de la substance sèche, nous avons dû y renoncer, n'ayant pas réussi, malgré le soin apporté à nos prélèvements à obtenir des résultats vraiment probants. Toutefois pour les deux Arbousiers, et pendant les mois d'été, la perte en eau rapportée à 100 gr. de substance fraîche a été toujours plus élevée d'environ un gramme à midi que le matin ; elle diminuait ensuite légèrement au cours de la soirée.

Variations stationnelles. — Il nous reste à étudier les variations de la teneur en eau avec les conditions stationnelles. Pour ce, des prélèvements ont été effectués le même jour, à la même

Tableau 7

Variations stationnelles de l'eau contenue dans les feuilles.

NOMS DES ESPÈCES	ERICA MULTIFLORA						ARBUTUS UNEDO						ARBUTUS ANDRACHNE				
LIEUX des prélèvements																	
DATES des prélèvements																	
QUANTITÉS D'EAU contenues dans 100 gr. de substance fraîche																	
	Fontrouide	Campagne Les Pommelles	Fontrouide	Campagne Les Pommelles	Fontrouide	Montarnaud	Mezouls	Campagne Les Pommelles	Mezouls	Campagne Les Pommelles	Mezouls	22 novembre 1934	20 août 1934	22 novembre 1934	20 août 1934	22 novembre 1934	2 juin 1935
	45	42	44	42	45	42	60	58	61	60	64	55	57	57	58	58	64

heure, sur les mêmes espèces, mais dans des localités différentes.

Ces résultats, exprimés dans le tableau 7, nous montrent nettement, aussi bien pour *Erica multiflora* que pour *Arbutus Unedo*, que c'est toujours chez les végétaux situés dans leur association type que la teneur en eau est la plus élevée ; mais l'écart est assez faible, sauf cependant en juin 1935 pour *Arbutus Unedo* à Montarnaud.

Arbutus Andrachne nous a toujours révélé une teneur en eau identique, que les feuilles soient récoltées à Mezouls ou à la Campagne « Les Pommettes ». Nous verrons qu'au contraire les substances dissoutes montrent des différences très nettes entre les deux stations.

II. — ETUDE DU SUC DE TISSUS.

Les résultats que nous venons d'exposer nous renseignent sans doute sur l'allure des variations du contenu en eau des feuilles avec les espèces, avec les localités et au cours de l'année, mais ils perdent beaucoup de leur signification dans la recherche des causes influençant l'abaissement cryoscopique du suc de tissus. Ce suc, en effet, tel que nous l'avons préparé, est un complexe dont la teneur en eau est évidemment plus élevée que celle de l'organe entier.

Aussi, opérant chaque fois sur 10 centimètres cubes de suc, avons-nous déterminé la teneur en eau, qui a été ensuite rapportée, par le calcul, non seulement à 100 cc, mais aussi à 100 grammes de suc de tissus.

Nous ne pouvons songer à comparer ces résultats à ceux obtenus précédemment, dans l'étude des organes entiers, la quantité de suc fournie par 100 grammes de feuilles est en effet variable avec la pression exercée au moment de l'extraction du liquide. Seule une presse hydraulique fonctionnant à pression constante, permettrait de résoudre ce problème.

Dès lors ces résultats ne seront interprétés que lors de l'étude de la pression osmotique, après avoir déterminé de la même façon la teneur du suc en glucides, substances minérales, acides et matières azotées.



En résumé, chez ces végétaux et suivant la règle commune, c'est au printemps que les tissus foliaires sont les plus riches en eau ; puis on constate, en été, une diminution de l'hydratation des tissus suivie d'une légère augmentation en novembre, après les pluies d'octobre.

Cependant chez *Erica multiflora*, la diminution estivale ne se produit qu'en septembre ; d'autre part, chez cette espèce, la teneur en eau des feuilles est faible, mais uniforme.

Les feuilles d'*Erica arborea* et d'*Erica scoparia*, malgré une structure morphologique et anatomique voisine de celle d'*Erica multiflora*, sont plus riches en eau ; les variations sont également plus considérables et la perte d'eau en été est ici très nette.

Dans les feuilles d'*Arbutus Unedo* et d'*Arbutus Andrachne*, la richesse en eau est un peu plus faible et les variations sont moins grandes au cours de l'année.

L'étude des variations stationnelles nous a montré que c'est dans leurs associations types que les feuilles des Ericacées contiennent la plus grande quantité d'eau.

TRANSPIRATION

Après l'étude des fluctuations de l'eau dans les feuilles des Ericacées languedociennes, il paraît logique de suivre les variations saisonnières de la transpiration chez ces mêmes végétaux, car, dans une plante, la perte en eau est en relation évidente avec l'hydratation des cellules ; mais il ne faut pas oublier que d'autres facteurs internes, inhérents à la structure et à la physiologie même de chaque végétal influent sur l'intensité de la transpiration. Il ne faut pas oublier surtout que cette fonction physiologique est sous l'étroite dépendance *du milieu* (lumière, état hygrométrique de l'atmosphère, température, sol, etc.....). C'est la raison pour laquelle nous avons réuni, sous forme de graphiques, les variations de la transpiration et celles des principaux

facteurs microclimatiques, déterminés dans l'habitat même de chaque végétal et simultanément à chaque mesure de transpiration.

Il est en effet possible actuellement d'entreprendre, à la lumière des résultats acquis par les travaux de laboratoire, l'étude de la transpiration dans la nature, au milieu des conditions normales d'habitat du végétal.

C'est avec le souci d'opérer dans la nature, que STOCKER (1931-33) et FIRBAS (1931), PISEK et CARTELLIERI (1931-32-33), etc..., ont étudié la transpiration des végétaux dans l'Europe septentrionale et dans l'Europe centrale, que STOCKER (1929), SEYBOLD (1929-30), KILLIAN (1932), HARDER, FILZER et LORENZ (1933) ont effectué leurs mesures en Afrique du Nord.

Il appartenait à BRAUN-BLANQUET (1932) et à ses élèves, MEIER (1932), BHARUCHA (1933) d'étudier les premiers la transpiration des végétaux dans la région languedocienne (1).

Et BRAUN-BLANQUET introduisait cette idée neuve que non seulement il est nécessaire d'expérimenter dans la nature, mais que l'on ne doit pas séparer le végétal de l'association au milieu de laquelle il rencontre l'optimum de conditions biologiques favorables à son développement.

Restait le choix d'une méthode à la fois pratique et suffisamment sensible parmi celles innombrables, successivement employées dans l'étude de la transpiration.

Nous avons utilisé la méthode dite « des rameaux coupés » proposée par HUBER (1927), puis modifiée par STOCKER (1929). Cette méthode permet d'opérer dans la nature. Le principe en est le suivant :

On sectionne l'extrémité d'un rameau du végétal étudié que l'on pèse aussi rapidement que possible, puis on expose un nombre convenu de minutes au lieu de prélèvement ; on détermine à nouveau le poids et par différence entre les deux pesées on a la *perte en eau* que l'on rapporte soit à *l'unité de surface par minute*, soit à *l'unité de poids* (gramme) *de la substance fraîche ou sèche par minute ou par heure*.

(1) Toutes nos expériences ont d'ailleurs été faites avec les appareils de la S. I. G. M. A. et sous le contrôle de M. BRAUN-BLANQUET, Directeur de la Station.

Certes cette méthode est loin d'être parfaite et elle a été souvent critiquée.

Pour SCHRATZ (1931) les valeurs obtenues sont inférieures à la réalité : la transpiration, d'après cet auteur, diminue rapidement après la section. Mais la méthode gazométrique qu'il propose paraît bien encombrante pour être utilisée dans la nature.

Pour IVANOFF (1928) au contraire, on brise par la section, la tension de cohésion à l'intérieur des vaisseaux et la transpiration serait augmentée.

KAMP (1930), FIRBAS (1931) reconnaissent une augmentation de la transpiration dans de nombreux cas. Mais, nous dit KAMP « on ne saurait prédire le moment où apparaît le phénomène ». Toutefois il ressort de ses expériences que cette augmentation n'est appréciable que de trois à cinq minutes après la section.

Ces divergences devaient amener PFLEIDERER, élève de HARDER, à faire en 1930 un « examen critique de la méthode de transpiration des rameaux coupés » et il conclut en disant que cette méthode donne presque toujours des résultats satisfaisants, à condition que le temps d'exposition soit compris entre deux et quatre minutes. Passé ce temps, et surtout après dix minutes, la détermination est inférieure à la réalité. Nous avons pu nous-même vérifier ces conclusions. Cette méthode reste à l'heure actuelle la seule vraiment pratique : elle est d'un emploi courant.

Technique. — Toutes nos mesures de transpiration, afin d'être comparables, ont été effectuées sur deux pieds voisins et morphologiquement semblables (les mêmes que ceux qui ont servi pour les recherches précédentes).

Nous avons expérimenté par journées ensoleillées et calmes, et la balance, type balance portative de BUNGE-STOCKER, était montée sur un pied transportable et placée, sous une tente, à l'abri du vent et du soleil.

De plus nous avons pris soin d'opérer sur des feuilles approximativement du même âge et situées à la même hauteur sur le végétal (1). Pour chaque prélèvement, constitué par trois à

(1) En effet ZALENSKY (1904) a montré que la structure anatomique des feuilles d'un végétal est en fonction de leur place sur la tige ; les feuilles basales ont une structure plus mésophile que les feuilles supérieures, parce qu'elles sont plus

quatre grammes de plantes, nous avons sectionné au ciseau les rameaux environ à cinq centimètres de leur extrémité dans le cas des Arbousiers et dix centimètres pour les Erica.

Dès sa récolte, le végétal était immédiatement placé dans un gobelet, préalablement taré, et pesé aussi rapidement que possible ; la pesée terminée, le ou les rameaux étaient replacés sur les branches aux endroits de section et le chronomètre déclenché. Après une minute cinquante secondes, les feuilles étaient remises dans le gobelet et on procédait à la deuxième pesée ; il s'était ainsi écoulé exactement deux minutes entre les deux pesées.

Le calcul nous donnait ensuite la quantité d'eau perdue par minute et par gramme de substance fraîche.

Les feuilles étaient finalement placées dans un sachet ou dans une enveloppe et étiquetées, afin de servir, de retour au laboratoire, à la détermination de la substance sèche et du contenu en eau (1).

La transpiration a été ainsi suivie d'heure en heure, du lever au coucher du soleil et sur place, dans l'habitat du végétal. Nous avons déterminé également d'heure en heure, *l'évaporation* et les variations des principaux facteurs microclimatiques au lieu de l'expérience : *luminosité, température, degré hygrométrique de l'atmosphère* et enfin *la teneur en eau* du sol (2).

L'état hygrométrique de l'atmosphère a été lu sur un hygromètre à cheveux de RICHARD. Mais cette détermination ne définit que grossièrement la teneur de l'atmosphère en eau, car selon la température un même état hygrométrique peut représenter une

accessibles aux courants de sève ascendants. Depuis, de nombreux travaux : JAPP (1912), MAXIMOW (1926), ALEXANDROW (1927), ont confirmé par la mesure de la transpiration, la valeur physiologique de cette observation.

(1) Nous sommes heureux d'exprimer ici notre reconnaissance à M^{lle} SOROCÉANU dont l'aide nous a été précieuse pour ces mesures de transpiration

(2) On pourra s'étonner que nous n'ayons pas cru devoir étudier parmi les facteurs microclimatiques, l'intensité du vent au moment de chaque prélèvement. Certes nous ne méconnaissons pas toute l'importance de ce facteur sur la transpiration des végétaux et c'est précisément pour éviter l'influence d'une saute brusque de vent au moment de nos mesures, que nous avons constamment opéré, par journées parfaitement ensoleillées et calmes.

atmosphère très proche ou au contraire très éloignée de son point de saturation en vapeur d'eau.

Pour éviter cet écueil, nous avons calculé chaque fois le *déficit hygrométrique*, c'est à dire l'écart entre le poids de vapeur d'eau trouvé dans un m³ d'air et le poids de vapeur contenu dans un même volume d'air saturé et à la même température.

Tous les résultats indiqués sur les tableaux et par les courbes exprimeront donc le *déficit hygrométrique* et non pas l'*état hygrométrique*.

L'intensité lumineuse a été déterminée au moyen du photo-électromètre portatif du Dr. LANGE, basé sur le même principe que la cellule photométrique de WALTER. On lit la valeur de la lumière exprimée en lux, par la mesure du courant qu'elle engendre et dont l'intensité est donnée par un micro-ampèremètre.

L'évaporation a été déterminée au moyen de l'évaporimètre de PICHE à rondelles de trois centimètres de diamètre, elle a été exprimée en millimètres cubes (1).

Quant au jeu des stomates, il a été suivi par la méthode d'infiltration au xylol de MOLISCH.

Résultats :

MEZOULS (commune de Mauguio).

Arbutus Unedo L.

Au cours des quatre mois d'été, l'intensité de la transpiration d'*Arbutus Unedo* est relativement grande (Graph. 2 et 3). Le maximum qui s'établit entre 11 heures et 12 heures va de 10,3 à 11,9 mmg. par gramme de substance fraîche (tableau 8).

On doit, semble-t-il, chercher la raison de cette forte transpiration dans le degré d'hydratation du sol (11 o/o à 40 cm. en juin). Ce chiffre, bien qu'il soit nettement supérieur à celui trouvé pour le sol de Fontfroide à la même époque (6,5 o/o à

(1) Nos résultats, exprimés en centimètres cubes (ou grammes), sont rapportés à la totalité de la surface évaporatrice de la rondelle, soit 13 centimètres carrés ; ils sont donc 4,3 fois plus élevés que les chiffres donnés par les Stations météorologiques qui indiquent le nombre de millimètres d'eau évaporée par centimètre carré, c'est-à-dire le nombre de décigrammes d'eau évaporée.

Tableau 8
ARBUTUS UNEDO L. (Mezouls).

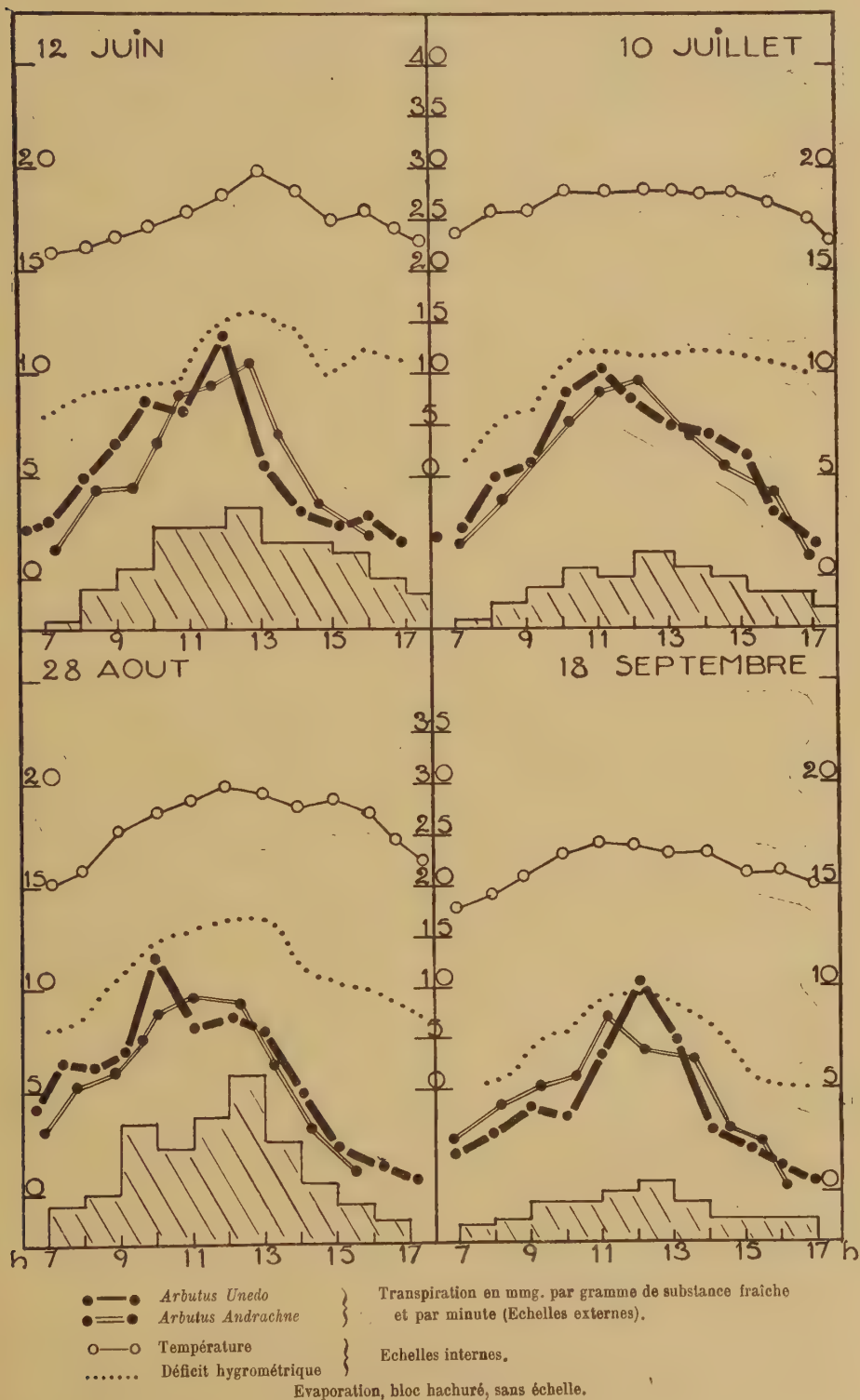
DATES	TRANSPIRATION en mg. par minute et par gramme de substance :				CONTENU EN EAU du végétal o/o
	fraîche			sèche	
	Matin minim.	Midi maxim	Moyenne journal.	Moyenne journal.	
12 juin 1934.....	2.5	11.9	5.3	17.6	70
10 juillet.....	2.4	10.3	5.8	17.5	67
28 août.....	4.2	11.7	5.5	14.1	61
18 septembre.....	2.3	10.3	4.9	12.2	60
21 novembre.....	0.6	1.3	0.9	2.3	61
22 janvier 1935.....	0.5	1.9	1.0	2.4	58
1 ^{er} avril.....	1.1	3.5	2.0	4.9	59
22 juin.....	2.8	10.2	6.4	19.4	67

40 cm.), ne traduit d'ailleurs pas d'une façon exacte la quantité d'eau qui se trouve à la disposition d'*Arbutus Unedo*. Les racines pénétrant jusqu'à 2 m.-2 m. 50, les poils absorbants ont certainement à ce niveau une quantité d'eau beaucoup plus considérable à leur disposition. Aussi la richesse en eau des feuilles d'*Arbutus Unedo* s'élève-t-elle, en juin, à 70 o/o de leur poids à l'état frais, et à 61 o/o en août. Et l'on sait enfin l'influence prépondérante exercée par l'humidité du sol sur la transpiration puisque c'est l'absorption qui fournit la presque totalité de l'eau transpirée.

Une autre remarque d'ordre général qui s'impose, c'est la légère discordance existant entre les variations mensuelles des facteurs microclimatiques et celles de l'intensité transpiratoire. C'est ainsi que les valeurs de la transpiration sont les plus élevées en juin, alors que celles de la température et du déficit hygrométrique sont les plus fortes en août.

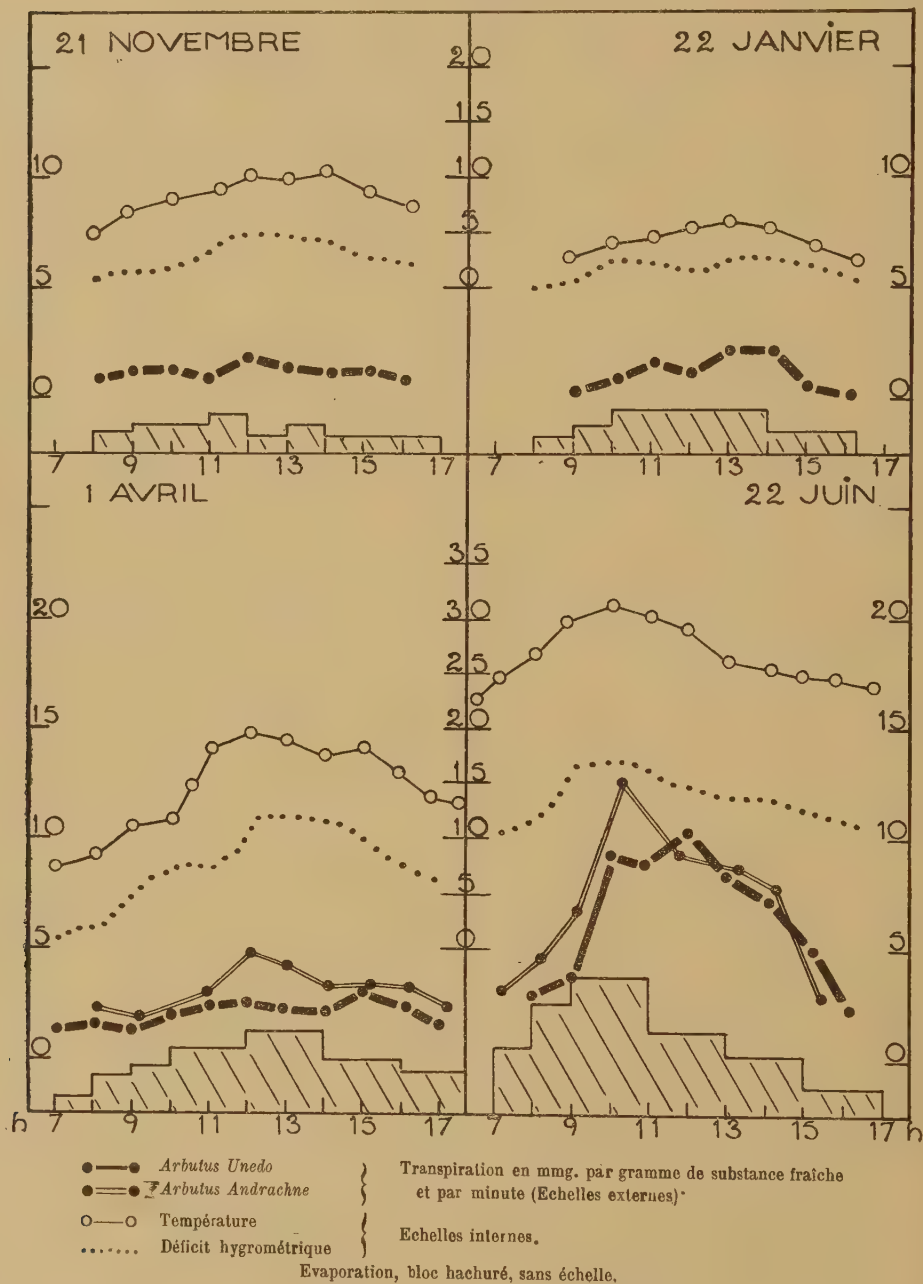
Graphique n° 2

Courbes journalières de transpiration d'*Arbutus Unedo* L. et d'*Arbutus Andrachne* L.
à Mezouls.



Graphique n° 3

Courbes journalières de transpiration d'*Arbutus Unedo* L., et d'*Arbutus Andrachne* L.
à Mezouls.



De même, l'allure des courbes des facteurs microclimatiques est, au cours d'une journée, beaucoup plus uniforme que la marche de la transpiration ; celle-ci, en effet, très faible le matin (environ 2-3) s'accroît fortement vers midi (10-11) pour redescendre assez rapidement à 2 le soir.

Mais nous ne devons pas oublier que nous opérons dans un sous-bois et qui plus est dans un sous-bois à clairières. Il était dès lors facile de prévoir que parmi tous les facteurs microclimatiques, le plus important serait dans ce cas le facteur lumière.

En été principalement, suivant qu'un rameau sera au soleil ou à l'ombre, il transpirera plus ou moins.

Nous n'avons pu, à notre grand regret, déterminer l'intensité lumineuse lors de chaque prélèvement, toutefois l'examen du graphique 4 montrera l'importance de ce facteur.

Le 28 août 1934, la transpiration a été suivie d'heure en heure sur *Arbutus Unedo* en effectuant chaque fois les prélèvements simultanément à l'ombre et au soleil.

Nous voyons qu'en pleine lumière la transpiration est toujours plus grande et que sa valeur augmente de près du double.

Il existe donc un rapport évident entre la transpiration et l'intensité lumineuse, mais les variations sont loin d'être proportionnelles ; en effet, alors que l'intensité lumineuse augmente au cours de cette expérience dans un rapport de 1 à 12 (1.800 lux à l'ombre et 22.000 lux au soleil à 12 h.), la transpiration a simplement doublé de sa valeur ; d'autre part, l'élévation de l'intensité lumineuse va de pair avec une augmentation des autres facteurs microclimatiques et plus particulièrement de la température.

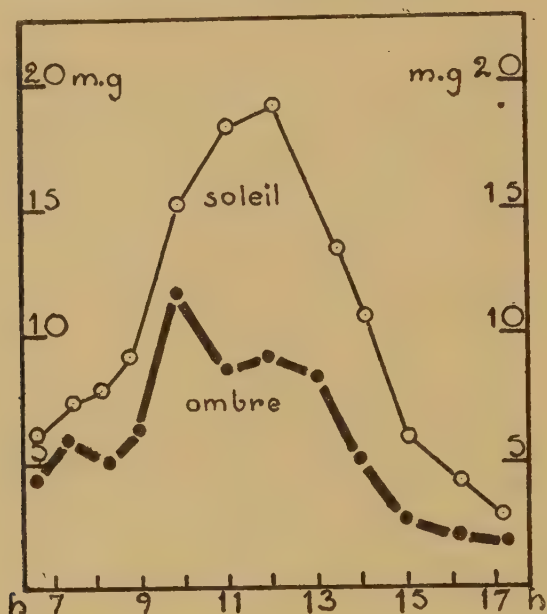
Nous avons répété cette expérience en septembre, et nous avons retrouvé la même différence. Il est d'ailleurs remarquable de noter qu'en raison des conditions microclimatiques encore favorables en septembre dans la région languedocienne, la transpiration des végétaux reste assez forte.

En hiver, la lumière exerce par contre une influence beaucoup moins importante sur la transpiration (1,8 mmg. au soleil et 1,4 mmg. à l'ombre). Il est vrai qu'à cette époque, l'abaisse-

ment de toutes les valeurs microclimatiques et principalement de la température, réduit considérablement la transpiration dont le maximum au cours de la journée n'arrive pas à 2 mmg.

Graphique n° 4

Courbes journalières de transpiration d'*Arbutus Unedo* L., à l'ombre et au soleil, le 28 août 1934, à Mezouls.



Transpiration en mmg. par gramme de substance fraîche et par minute.

L'état de vie ralentie qui commence pour cette espèce dès le mois de novembre, se poursuit, dans le sous-bois, une grande partie du printemps. Le graphique 3 nous montre en effet, en avril, une faible intensité de transpiration corrélative, il est vrai, de valeurs peu élevées pour les facteurs microclimatiques.

En juin 1935, par contre, nous retrouvons une courbe de transpiration dont l'allure et l'intensité ne diffèrent que très peu de celle obtenue en juin 1934 ; les résultats trouvés, pour la transpiration d'*Arbutus Unedo*, dans le sous-bois de Mezouls,

au cours de l'année 1934-1935, peuvent donc, dans une large mesure, être généralisés.

Arbutus Andrachne L.

Bien qu'*Arbutus Andrachne* ait été introduit dans le sous-bois de Mezouls, il semble réagir, quant à la transpiration, de la

Tableau 9
ARBUTUS ANDRACHNE L. (Mezouls).

DATES	TRANSPIRATION en mg. par minute et par gramme de substance :				CONTENU EN EAU du végétal o/o
	fraîche			sèche	
	Matin minim.	Midi maxim.	Moyenne journal.	Moyenne journal.	
12 juin 1934.....	1.1	10.8	5.9	21	72
10 juillet.....	2.4	9.5	4.4	15.2	71
28 août.....	3.1	9.9	5.5	12.8	57
18 septembre.....	2.1	7.9	5.0	11.6	57
21 novembre.....	0.3	1.2	0.8	2.0	58
22 janvier 1935.....	0.4	1.7	1.0	2.3	57
1 ^{er} avril.....	1.0	3.1	1.9	4.7	59
22 juin.....	4.8	12.5	8.3	27.5	70

même façon qu'*Arbutus Unedo*, aux variations des facteurs écologiques (Graph. 2 et 3).

Seules quelques variantes différencient cette espèce au cours des mois chauds de l'année ; en hiver, par contre, la courbe se superpose presque exactement à celle d'*Arbutus Unedo*, à tel point que nous avons dû renoncer à l'inscrire sur le graphique (v. tableaux 8 et 9). Il est vrai qu'*Arbutus Andrachne* est une espèce que le port, l'enracinement, la morphologie et l'anatomie situent très près d'*Arbutus Unedo*.

Erica arborea L.

Erica arborea, malgré son allure xérique et ses feuilles du type « éricoïde » parfait, transpire davantage qu'*Arbutus Unedo*,

Tableau 10

ERICA ARBOREA L. (Mezouls).

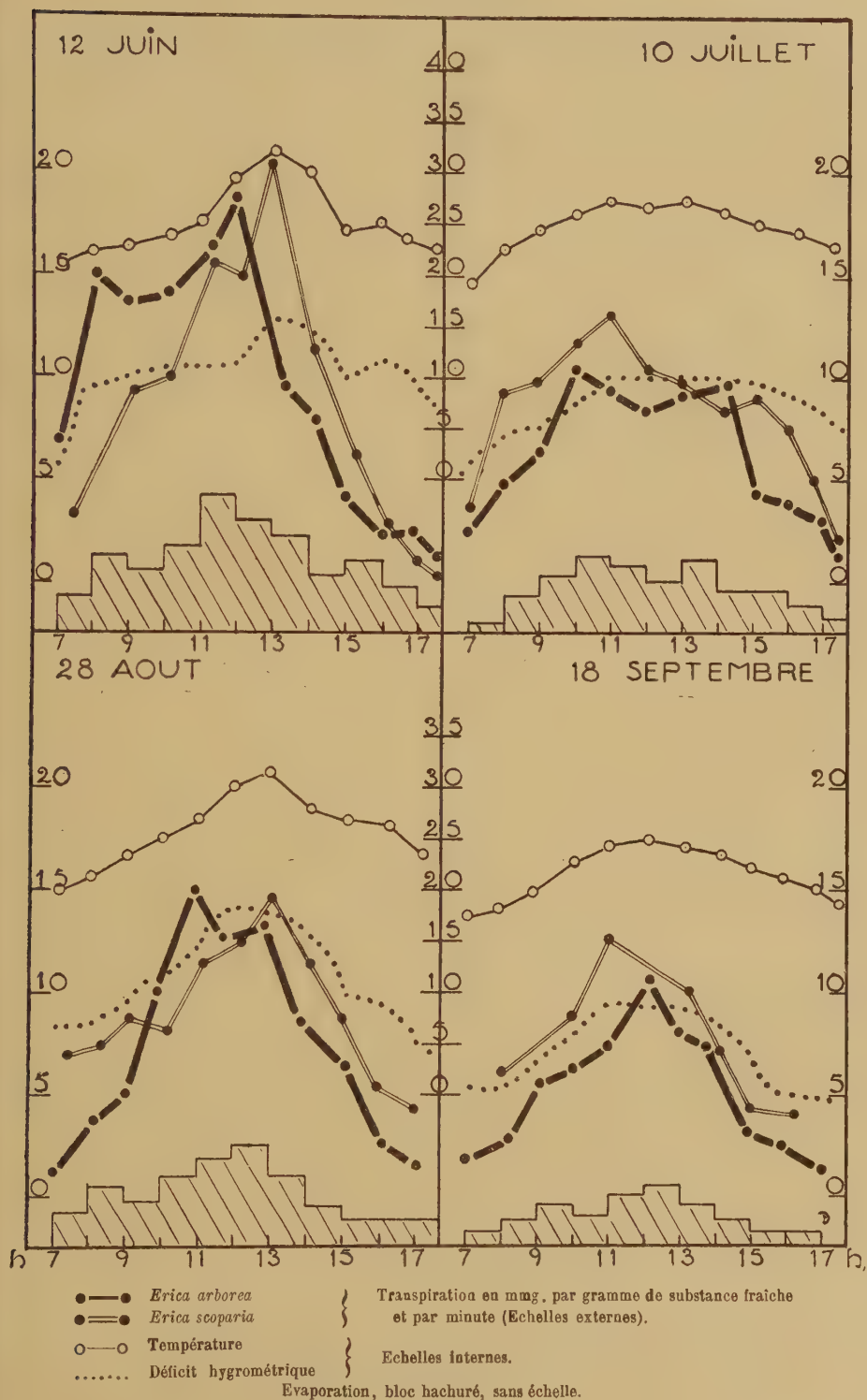
DATES	TRANSPIRATION en mg. par minute et par gramme de substance :				CONTENU EN EAU du végétal o/o
	fraîche			sèche	
	Matin minim.	Midi maxim.	Moyenne journal.	Moyenne journal.	
12 juin 1934	5.2	18 2	9.9	35.6	75
10 juillet.....	3 2	10.1	6.4	20.0	68
28 août....	2.5	14 8	6.8	18.8	64
18 septembre	2 0	10.3	4.8	13.0	63
21 novembre	0.4	3.0	1.2	3.3	65
22 janvier 1935.....	0.8	3.1	2.0	5.0	61
1 ^{er} avril	2.5	5 2	4.3	11 6	63
22 juin	6.9	12.1	7.1	22.3	68

dans des conditions microclimatiques comparables. Cet écart est encore accentué lorsqu'on rapporte l'intensité de transpiration non pas à la substance fraîche, mais à la substance sèche (v. tableau 10).

Cette forte transpiration, trouve son explication normale dans le contenu en eau des feuilles d'*Erica arborea* qui dépasse 75 o/o au mois de juin, et nous ne pouvons que confirmer les observations de SCHRATZ et de SZYMKIEWICZ (1932), pour lesquels il est impossible de déduire l'intensité de la transpiration de la structure anatomique des feuilles. On ne peut d'ailleurs invoquer davantage, dans ce cas, le déficit d'azote comme le veut MOTHES (1932). Les caractères xéromorphiques de cette espèce paraissent être des caractères génotypiques.

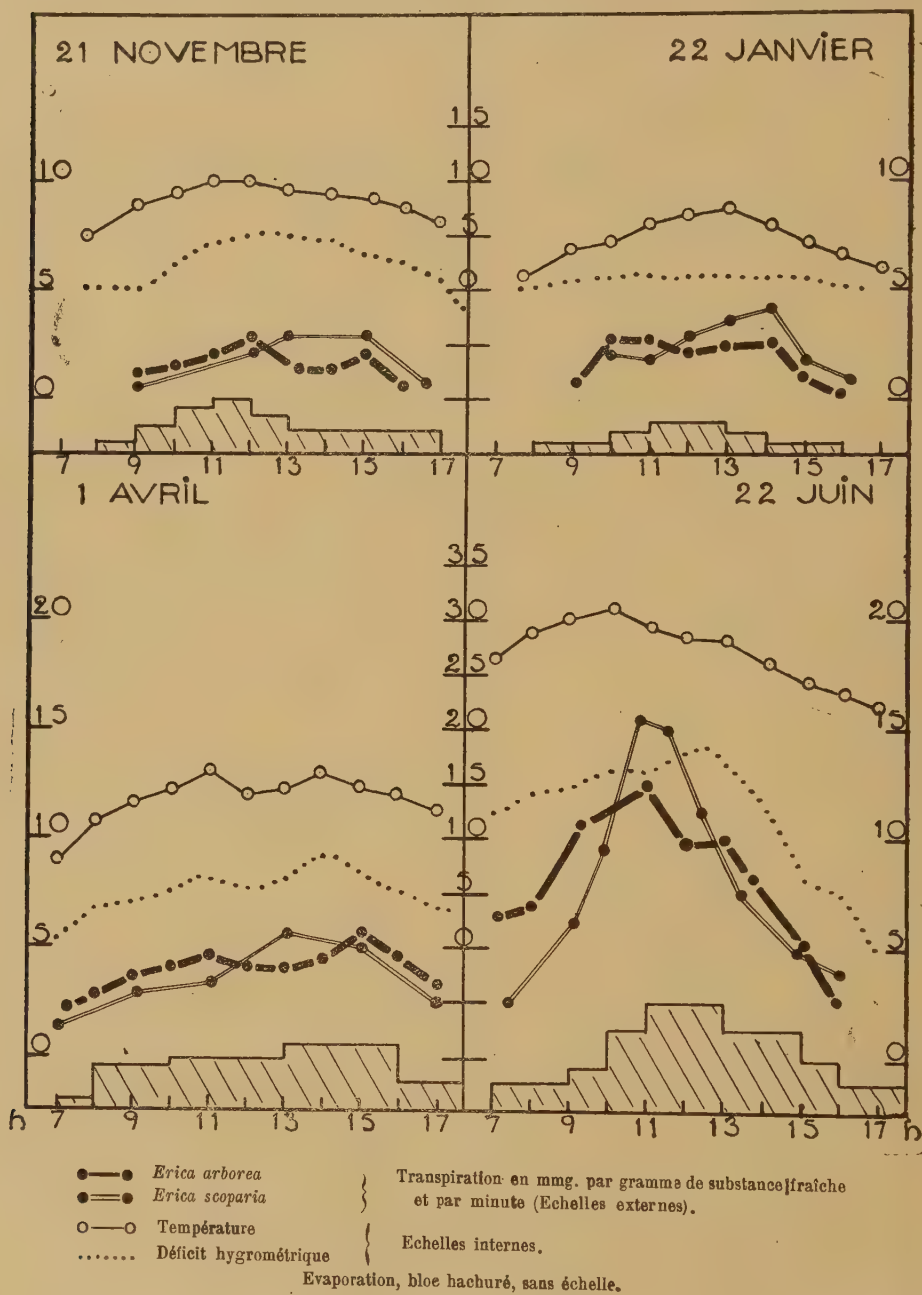
Graphique n° 5

Courbes journalières de transpiration d'*Erica arborea* L. et d'*Erica scoparia* L.,
à Mezouls.



Graphique n° 6

Courbes journalières de transpiration d'*Erica arborea* L. et d'*Erica scoparia* L. à Mezouls.



Mais si la transpiration d'*Erica arborea* a une intensité toujours supérieure à celle d'*Arbutus Unedo*, l'allure des courbes reste la même au cours de l'année (Graph. 5 et 6).

Au cours des mois d'été, la transpiration augmente fortement dans la matinée, pour atteindre son maximum vers midi ; elle diminue ensuite très rapidement au cours de l'après-midi.

Cette particularité ne peut guère s'expliquer par les variations des facteurs microclimatiques, et il faut admettre, semble-t-il, une réaction du végétal contre la perte d'eau importante des journées estivales. On sait en effet que la concentration du suc soit par perte d'eau, soit en raison des transformations physico-chimiques du protoplasma des cellules stomatiques (hydrolyse de l'amidon ILJINE 1927), peut amener la fermeture des ostioles et ralentir de la sorte considérablement la transpiration.

On constate en effet à cette époque, que les stomates, largement ouverts jusqu'à midi, se contractent progressivement au cours de l'après-midi, pour être complètement fermés vers 17-18 heures.

Ce comportement des stomates au cours des journées d'été, n'est d'ailleurs pas spécial à *Erica arborea*, puisque nous l'avons retrouvé à Mezouls chez *Erica scoparia*, *Arbutus Unedo*, *Arbutus Andrachne*.

En hiver, on constate également chez *Erica arborea* une diminution assez longue de l'activité physiologique ; cependant, même à cette époque, la transpiration présente une intensité toujours un peu plus forte que chez *Arbutus Unedo*.

En janvier, chez *Erica arborea* et chez *Arbutus Unedo*, la moyenne journalière de transpiration est un peu plus élevée qu'en novembre malgré une plus faible hydratation des tissus (tableaux 8 et 10). C'est que, au mois de janvier, les facteurs microclimatiques avaient des valeurs plus élevées (le mois de janvier est en général très beau et sec dans la région languedocienne), et nous saisissons là encore toute l'importance du microclimat sur la transpiration.

Erica scoparia L.

De même que la transpiration d'*Arbutus Andrachne* a pu être comparée, par son intensité et sa marche saisonnière à celle d'*Arbutus Unedo*, de même la transpiration d'*Erica scoparia* est très proche de celle d'*Erica arborea* ; toutefois chez *Erica scoparia* les valeurs sont en général un peu plus élevées. (Graph. 5 et 6 et tableau 11.)

Tableau 11

ERICA SCOPARIA L. (Mezouls).

DATES	TRANSPIRATION en mg. par minute et par gramme de substance :				CONTENU EN EAU du végétal o/o
	fraîche			sèche	
	Matin minim.	Midi maxim.	Moyenne journal.	Moyenne journal.	
12 juin 1934.....	2.6	20.3	8.6	40.0	78.5
10 juillet.....	3.0	13.0	8.7	28.2	69.2
28 août.....	6.6	14.8	9.1	28.4	68
18 septembre.....	5.8	12.5	7.8	23.2	66.5
21 novembre.....	0.3	3.0	2.1	6.1	66
22 janvier 1935.....	1.8	3.3	2.8	7.3	62
1 ^{er} avril.....	1.7	5.2	3.1	8.3	63
22 juin.....	2.5	15.1	7.1	23.6	70

Ces deux espèces sont d'ailleurs très voisines par leur morphologie, leur anatomie et même par leur contenu en eau : (76 o/o en juin pour *Erica arborea*, 80 o/o pour *Erica scoparia*).

En définitive, chez les Ericacées étudiées dans le sous bois de Mezouls, malgré les différences constatées entre la morphologie et la structure anatomique, la marche de la transpiration suit au cours de l'année un rythme uniforme.

Ce fait est particulièrement intéressant à souligner dans le cas d'*Arbutus Andrachne*, espèce introduite dans la région languedocienne et dont la transpiration est cependant très proche de celle d'*Arbutus Unedo*.

D'autre part *Erica arborea* et *Erica scoparia*, malgré leur xéromorphie apparente, transpirent davantage que les deux espèces du genre *Arbutus*.

L'intensité de la transpiration de ces quatre Ericacées est assez forte ; c'est ainsi que deux autres espèces arbustives : *Laurus nobilis* et *Pinus halepensis* étudiées simultanément, transpirent beaucoup moins (1). Chez ces deux espèces les stomates sont d'ailleurs restés à peu près complètement fermés au cours de nos expériences, aussi bien en avril qu'en juin.

Il est vrai que ces deux végétaux, bien qu'il fussent soumis approximativement aux mêmes conditions microclimatiques que les Ericacées étudiées, étaient cependant dans un endroit plus ombragé — or, on sait toute l'importance du facteur lumière sur le degré d'ouverture des stomates (2) —, et dans un endroit ensoleillé, *Pinus halepensis* transpirait un peu plus.

FONTFROIDE (commune de Montferrier).

***Erica multiflora* L.**

En raison des différences de conditions microclimatiques, *Erica multiflora* transpire davantage qu'*Erica arborea* et même qu'*Arbutus Unedo*. Ceci ressort non seulement des chiffres maxima, mais surtout des moyennes journalières de transpiration (tableau 12).

En effet, l'allure des courbes journalières diffère de ce que nous avons obtenu avec les espèces de sous bois. (Graph. 7 et 8.) A Fontfroide, en plein soleil, dès le matin, la transpiration est

(1) Nous renvoyons le lecteur pour plus de détails à un article que nous publierons bientôt en collaboration avec M^{me} SOROCÉANU.

(2) Dans un travail récent M^{re} SOLOVSKY-IRTEL (1934) a démontré, par diverses expériences que, du moins chez *Impatiens Sultani*, les phénomènes d'ouverture et de fermeture des stomates sont sous le contrôle du facteur lumière.

forte et reste élevée presque toute la journée ; en revanche le maximum de midi est en général peu accusé.

Mais, si d'une façon générale la transpiration d'*Erica multiflora* est supérieure à celle des espèces étudiées à Mezouls, elle

Tableau 12

ERICA MULTIFLORA L. (Fontfroide).

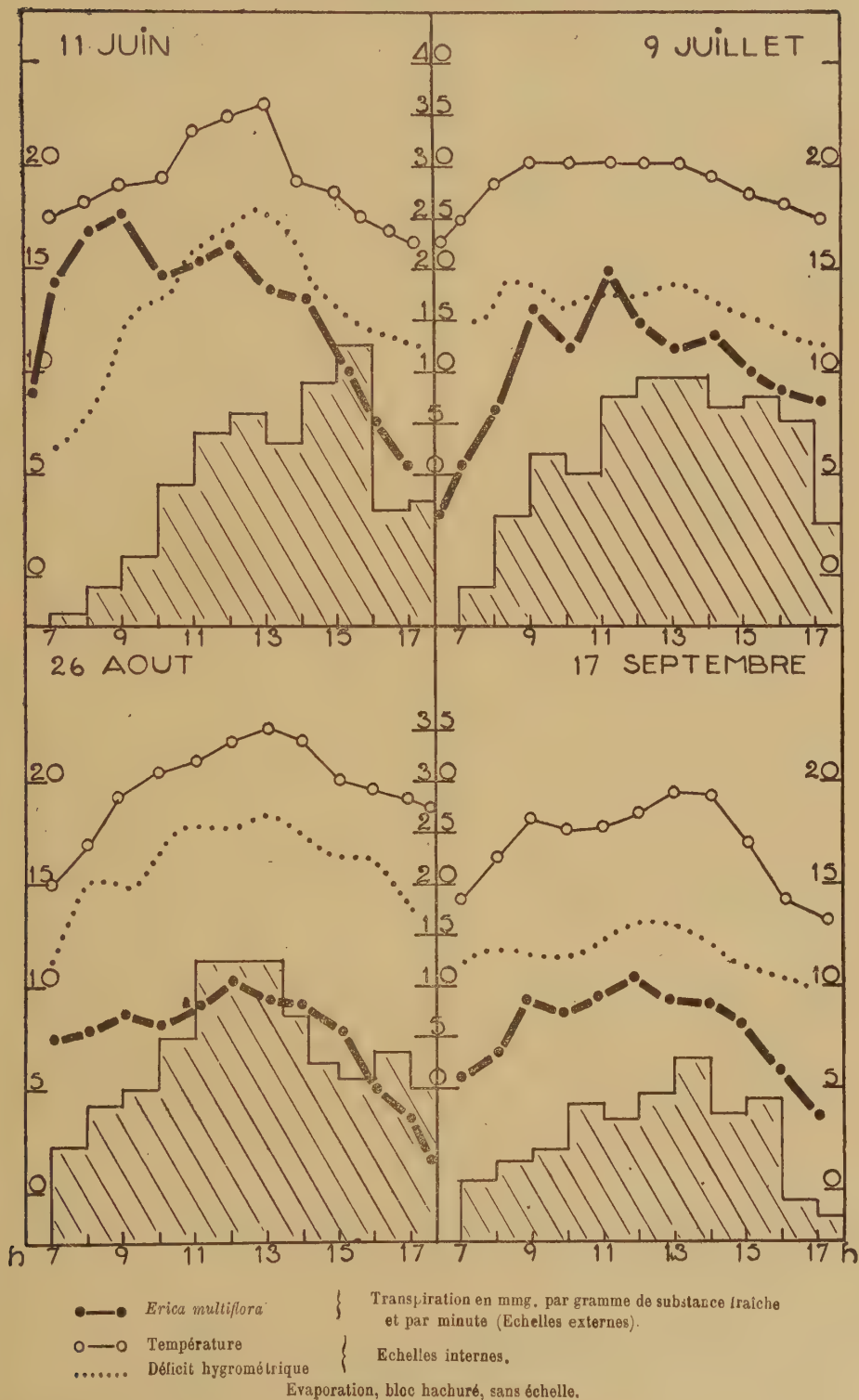
DATES	TRANSPIRATION en mg. par minute et par gramme de substance :				CONTENU EN EAU du végétal o/o
	fraîche			sèche	
	Matin minim.	Midi maxim.	Moyenne journal.	Moyenne journal.	
11 juin 1934.....	9.5	17.4	13.1	23.6	44.5
9 juillet.....	3.2	14.7	9.9	18	45
26 août.....	7.2	10.1	8.1	14.4	44
17 septembre.....	3.4	8.5	6.3	10.8	42
20 novembre.....	1.6	3.1	2.1	3.7	44
23 janvier 1935.....	1.0	3.1	2.7	4.7	43
2 avril.....	1.8	9.1	5.4	9.1	41
21 juin.....	4.3	19.2	12.7	22.5	43.5

est loin d'avoir augmenté dans le même rapport que les valeurs microclimatiques.

Analysant le microclimat (tableau 4), nous constatons, en effet, que la température est en général plus élevée de 5 à 7° que celle de Mezouls. De même le déficit hygrométrique est toujours supérieur. Mais c'est surtout pour le facteur photique que la différence est accusée, puisque la lumière est environ vingt fois plus forte à Fontfroide qu'à Mezouls. Et nous retrouvons, reflétée par l'intensité d'évaporation, la différence de ces deux microclimats. L'évaporation est deux à trois fois plus forte à Fontfroide qu'à Mezouls. La transpiration, qui n'est pas un

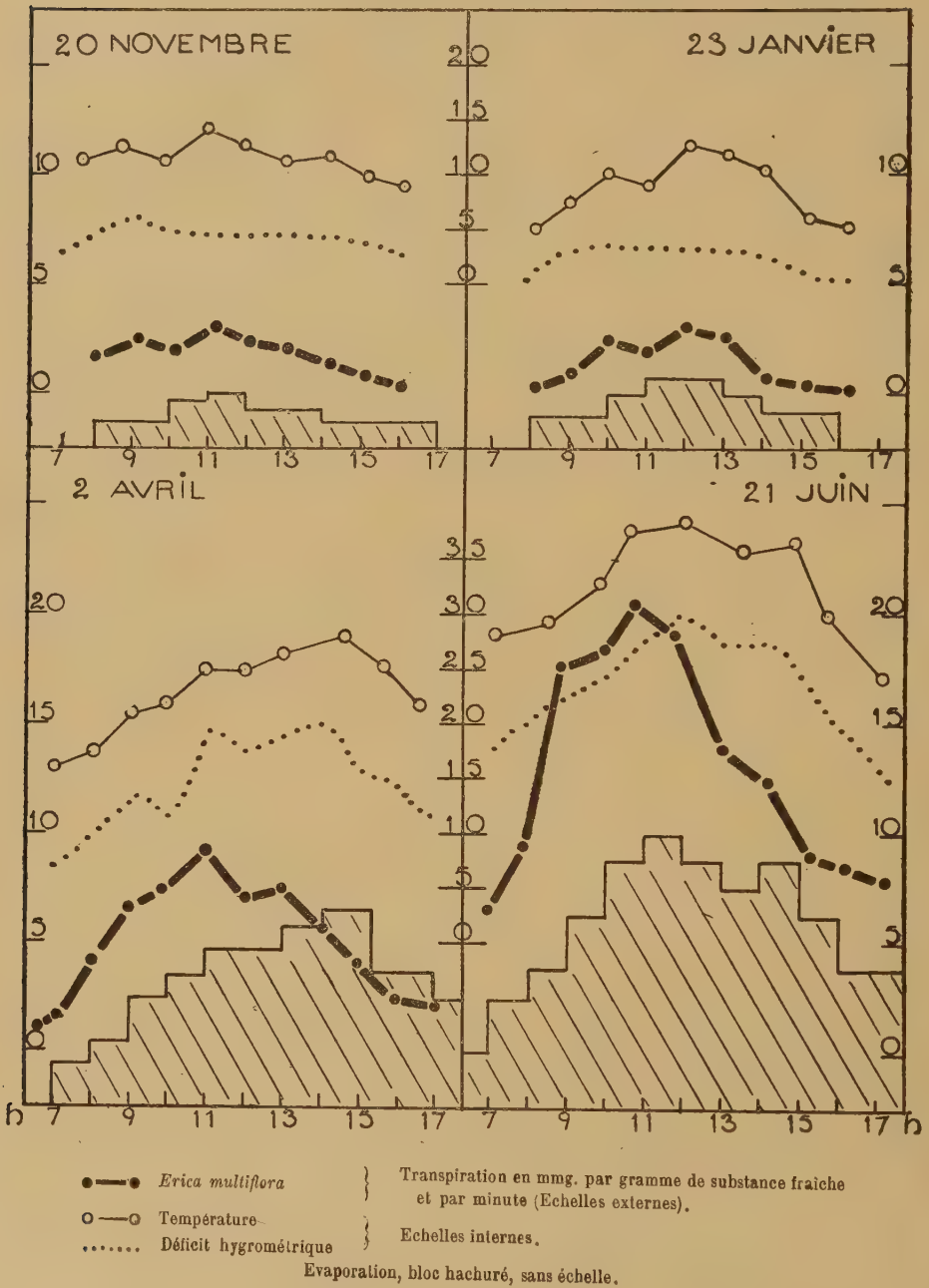
Graphique n° 7

Courbes journalières de transpiration d'*Erica multiflora* L., à Fontfroide.



Graphique n° 8

Courbes journalières de transpiration d'*Erica multiflora* L., à Fontfroide.



phénomène purement physique comme l'évaporation, est loin d'avoir augmenté dans de telles proportions.

Il y a, semble-t-il, une réaction spécifique d'*Erica multiflora*, dont la structure et la physiologie nous révèlent une adaptation particulièrement poussée aux exigences du climat de nos garigues languedociennes. Le 1^{er} avril, en effet, *Pinus halepensis* présentait à Fontfroide une moyenne journalière de transpiration de 8,7 mmg., tandis que celle d'*Erica multiflora* était le même jour de 5,4 mmg. Les conditions microclimatiques, à Fontfroide, étaient les mêmes pour les deux espèces, mais *Pinus halepensis* contenait 58 o/o d'eau et *Erica multiflora* 40 o/o seulement.

Nous retrouvons donc, pour *Erica multiflora*, soulignée par la transpiration, une adaptation au climat méditerranéen que nous avait révélée, il y a deux ans, l'étude anatomique et l'étude des variations de la pression osmotique chez cette espèce.

L'activité physiologique qui se ralentit à partir de novembre, repart dès le mois de mars. Au début d'avril l'intensité de transpiration est déjà forte ; elle atteindra son maximum en juin au moment où le sol est encore riche en eau et les valeurs microclimatiques déjà suffisamment élevées.

Par contre un peu plus tard (juillet et août), malgré les conditions microclimatiques élevées, la transpiration diminue, et il en résulte une légère augmentation de la quantité d'eau du protoplasma (45 o/o). Il paraît plausible d'attribuer cette diminution de la transpiration à l'extrême sécheresse du sol à ce moment (6 o/o).

Il nous a donc été possible de mettre en évidence pour *Erica multiflora*, le rôle des facteurs microclimatiques et de l'hydratation du sol dans la transpiration de ce végétal.

CAMPAGNE « LES POMMETTES » (Montpellier).

Nous avons étudié en cet endroit : *Erica multiflora*, *Arbutus Unedo* et *Arbutus Andrachne* (tableau 13 et Graph. 9).

Par comparaison avec les résultats obtenus avec les végétaux étudiés à Mezouls et Fontfroide, nous voyons qu'aux « Pommettes » la transpiration est en général moindre en août et plus élevée en novembre.

Tableau 13
Campagne « Les Pommettes »

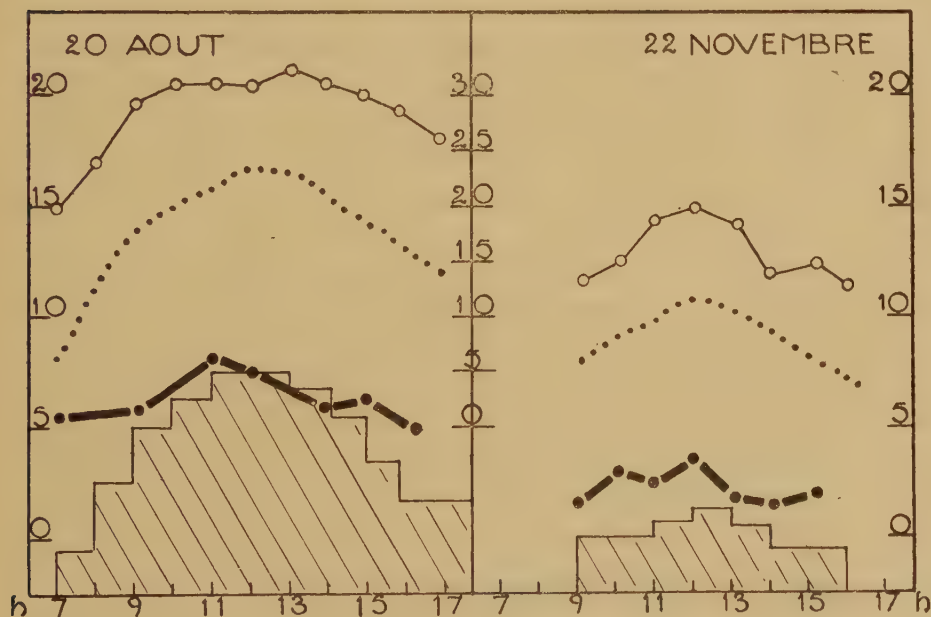
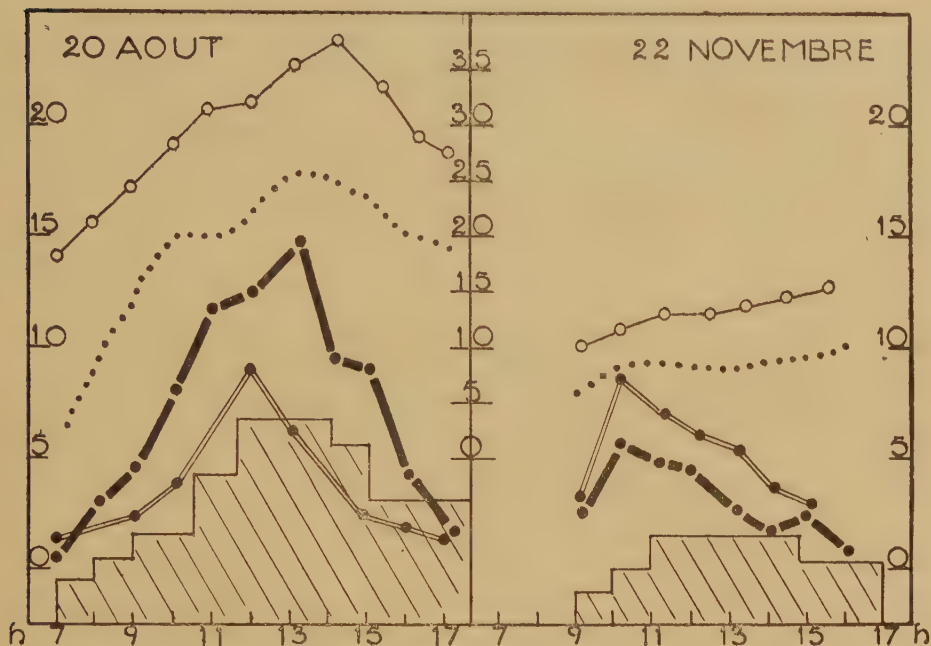
ESPÈCES	DATES	TRANSPIRATION en mg. par minute et par gramme de substance :				CONTENU EN EAU du végétal o/o
		fraîche			sèche	
		Matin minim.	Midi maxim.	Moyenne journal.	Moyenne journal.	
<i>Erica multiflora</i>	20 août	5 2	6.3	4.9	8.3	41
— —	22 novembre	1.4	2.9	2	3.4	42
<i>Arbutus Unedo</i>	20 août	0 7	14 8	7.2	17.1	58
— —	22 novembre	2 6	5 8	3.2	8	60
<i>Arbutus Andrachne</i>	20 août	1	8.9	3 1	7 2	57
— —	22 novembre	3 6	7.3	5.6	13 3	58

D'autre part, dans les mêmes conditions microclimatiques, *Erica multiflora* transpire moins qu'*Arbutus Unedo*. Il est vrai que dans ces conditions de vie un peu spéciales, *Erica multiflora* transpire moins qu'à Fontfroide, tandis qu'au contraire *Arbutus Unedo*, en raison de la différence de microclimat, présente aux « Pommettes » une moyenne journalière de transpiration plus élevée (7,2 mmg. en août aux « Pommettes » et 5,5 mmg. à Mezouls).

La différence, n'est d'ailleurs pas très grande entre les maxima (14,8 aux « Pommettes » et 11,7 à Mezouls), mais aux « Pommettes » la transpiration est intense dès le matin et se continue assez tard dans l'après-midi. Si bien que le sous-bois abaisse l'intensité de la transpiration non seulement en diminuant les valeurs maxima, mais surtout en abrégant la durée du phé-

Graphique n° 9

Courbes journalières de transpiration d'*Arbutus Unedo* L., d'*Arbutus Andrachne* L.
et d'*Erica multiflora* L., aux Pommettes.



En haut :

- *Arbutus Unedo*
- *Arbutus Andrachne*

En bas :

- *Erica multiflora*
- Température
- Déficit hygrométrique

Transpiration en mmg. par gramme de substance fraîche
et par minutes. (Echelles externes).

Echelles internes.

Evaporation, bloc hachuré, sans échelle.

nomène : à Mezouls la transpiration n'est vraiment importante que de 9 heures du matin à 2 heures de l'après-midi.

Nous avons déjà insisté sur le fait, que parmi les facteurs microclimatiques, le plus important, dans le sous-bois, est la lumière. Il était nécessaire que le soleil fut assez haut à l'horizon pour pénétrer jusqu'aux lieux de nos expériences.



En résumé, ces recherches nous permettent de saisir toute l'importance du milieu et plus particulièrement de la lumière et de la température sur l'intensité de la transpiration chez les végétaux. Cependant nous avons vu, par l'étude d'*Erica multiflora*, que les conditions microclimatiques ne sauraient tout expliquer et qu'il est indispensable de compter avec les réactions particulières du végétal, avec son degré d'adaptation plus ou moins accusé.

Pour tous ces végétaux, la transpiration diminue en hiver, mais reste cependant assez forte en raison des conditions climatiques de la région.

Parmi les Ericacées languedociennes étudiées, *Erica multiflora* se distingue nettement des autres espèces par une plus forte transpiration, mais surtout par la marche des courbes journalières qui est beaucoup plus uniforme. En été (juillet et août), la transpiration se trouve ralentie par l'extrême sécheresse du sol.

Dans le sous-bois de Mezouls, le groupe *Erica arborea-Erica scoparia*, malgré sa xéromorphie, transpire davantage, dans des conditions microclimatiques comparables, que le groupe *Arbutus Unedo-Arbutus Andrachne*. Tous ces végétaux, en raison des conditions microclimatiques inhérentes au sous-bois, ne transpirent d'une façon vraiment active, que dans le milieu de la journée, mais le maximum de midi est très accusé. Au cours de l'année, la transpiration sera, pour ces espèces de sous-bois, intense en été, plus faible en hiver. Le ralentissement hivernal durera plus longtemps que chez *Erica multiflora*, espèce de plein soleil.

B. — SUBSTANCES MINÉRALES

Nous rappelons que dans les tissus, la proportion des sels minéraux varie non seulement avec chaque espèce, mais encore avec la nature de l'organe considéré, avec l'état du développement et aussi avec la composition chimique du sol sur lequel le végétal a grandi. Dans les feuilles, la teneur en cendres est plus élevée que dans la tige, elle-même plus riche que la racine.

Nous avons dosé les substances minérales à la fois *dans les feuilles*, pour obtenir l'allure des variations saisonnières, stationnelles et journalières, et dans le *suc de tissus*, pour chercher la relation de ces corps avec la pression osmotique.

I. — ETUDE DES FEUILLES

Technique. — Les échantillons ayant été récoltés, pesés et desséchés à 95-98°, selon les indications données précédemment, ont été triturés soigneusement dans un mortier, après détermination de leur poids à l'état sec.

La poudre était alors humectée avec cinq fois son poids d'eau distillée (25 cc. pour 5 gr. de poudre) et laissée ainsi en contact pendant une heure, en triturant de temps à autre.

Le tout était ensuite jeté sur un filtre sans plis, puis le mortier et le pilon rincés soigneusement.

Les liquides étant réunis, nous avons déterminé :

— *sur le résidu* — la quantité de substances minérales insolubles, par calcination au moufle jusqu'à cendres blanches dans des capsules de platine.

— *sur le filtrat* — et après évaporation à 100°, la quantité de substances minérales solubles. Il est nécessaire dans ce cas de ne pas dépasser le rouge sombre et de chauffer en présence d'un courant d'air modéré afin de ne pas décomposer les carbonates alcalins et alcalino-terreux.

Par cette méthode, nous dosons principalement les sels minéraux contenus dans les feuilles des végétaux ; toutefois sont dosés également certains éléments tels que le soufre et le phos-

phore, appartenant à des molécules organiques plus ou moins complexes et décomposées lors de la calcination.

Résultats. — Variations saisonnières : Dans les feuilles d'*Erica multiflora* (tableau 14), les substances minérales, qu'elles soient rapportées au poids de la substance fraîche ou à celui de la

Tableau 14

Variations saisonnières des substances minérales dans les feuilles de :

ERICA MULTIFLORA L.

Année 1934-35

Lieu de prélèvement : Fontfroide

DATES DES PRÉLÈVEMENTS	QUANTITÉS de subst. sèche contenues dans 100 gr. feuilles	SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. fraîche			SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. sèche			RAPPORT des subst. insolubles aux subst. sol.
		insol.	sol.	totales	insol.	sol.	totales	
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
11 juin 1934	55,5	0.73	0.85	1.58	1.31	1.49	2.80	0.87
9 juillet	55	0.78	0.86	1.64	1.41	1.56	2.97	0.9
28 août	56	0.78	0.90	1.68	1.39	1.60	2.99	0.86
17 septembre	58	0.71	0.72	1.43	1.22	1.22	2.44	1
20 novembre	56	0.73	0.65	1.38	1.30	1.15	2.45	1.13
23 janvier 1935 ..	57	0.85	0.68	1.53	1.50	1.19	2.69	1.26
18 mars	56.5	0.88	0.70	1.58	1.55	1.23	2.78	1.26
1 avril	59	1.04	0.81	1.85	1.76	1.37	3.13	1.28
27 mai ..	55.5	0.71	0.85	1.56	1.27	1.53	2.80	0.83
21 juin	56	0.70	0.90	1.60	1.26	1.60	2.86	0.78

substance sèche, atteignent leurs valeurs les plus élevées en août et en avril. En effet le poids des cendres déjà important en juin s'élève progressivement jusqu'en août, puis diminue en septembre et en novembre ; en réalité, pour ce dernier mois, le poids des cendres rapporté à la substance sèche augmente légèrement.

Comme l'on sait que les feuilles présentent, en vieillissant une augmentation à la fois absolue et relative de leur teneur en substances minérales, il est donc logique de songer qu'à cette époque a eu lieu une migration dont ont bénéficié probablement les boutons floraux : les pieds d'*Erica multiflora* étudiés étaient, en effet, en pleine floraison au début d'octobre ; mais cette migration s'est produite principalement aux dépens des sels solubles, tandis qu'au contraire les substances insolubles gardaient approximativement la même valeur ; et nous insistons sur cette particularité, car le mécanisme diffère notablement de celui des autres Ericacées.

Le poids des cendres s'élève ensuite graduellement jusqu'au mois d'avril, nous indiquant dans cette espèce, et nous l'avons vérifier par l'étude de la transpiration, que le mouvement de l'eau faiblit sans doute, mais se continue tout de même pendant la période hivernale.

Puis en mai on constate une chute brusque, qui ne saurait d'ailleurs nous étonner puisqu'elle coïncide avec le départ de la végétation ; car en raison du mode de nos prélèvements, c'était en avril que l'ensemble des feuilles étudiées étaient les plus âgées, tandis qu'en mai les échantillons étaient presque uniquement composés de feuilles jeunes.

Chez *Arbutus Unedo* (tableau 15) la teneur des feuilles en substances minérales est très proche de celle d'*Arbutus Andrachne*, mais nous constatons cependant (Graph. 10) quelques modalités spécifiques dans la marche annuelle de la courbe, en relation, là encore semble-t-il, principalement avec l'époque de la floraison.

En juin les substances minérales ont augmenté proportionnellement dans les feuilles, d'une façon plus rapide que les autres constituants cellulaires, tandis qu'en août c'est l'inverse. L'explication en est d'ailleurs aisée, si l'on songe qu'*Arbutus Unedo*

a été étudié dans un sous-bois où la lumière pénétrait assez difficilement ; il n'est donc pas étonnant que la végétation soit retardée par rapport à celle d'*Erica multiflora* située à Fontfroide en plein soleil, et que ce soit en août que la proportion de glucides soit la plus abondante dans les feuilles de ce végétal.

Nous retrouvons en septembre la même chute du taux des substances minérales que celle que nous avons constatée chez

Tableau 15

Variations saisonnières des substances minérales dans les feuilles de :

ARBUTUS UNEDO L.

Année 1934-35

Lieu de prélèvement : Mezouls

DATES DES PRÉLÈVEMENTS	QUANTITÉS de subst. sèche contenues dans 100 g. de feuilles	SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. fraîche			SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. sèche			RAPPORT des subst. insolubles aux subst. sol.
		insol.	sol.	totales	insol.	sol.	totales	
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
12 juin 1934	30	0.95	0.70	1.65	3.16	2.33	5.49	1.35
10 juillet	33	0.82	0.98	1.80	2.47	2.96	5.43	0.83
26 août	39	0.97	0.98	1.95	2.48	2.51	4.99	0.98
18 septembre	40	0.80	1.04	1.84	2	2.60	4.60	0.76
21 novembre	39	0.82	1.05	1.87	2.10	2.69	4.79	0.78
22 janvier 1935 ..	42	0.96	1	1.96	2.28	2.38	4.66	0.95
19 mars	41	0.95	0.85	1.80	2.31	2.05	4.36	1.12
2 avril	41	0.89	0.78	1.67	2.17	1.90	4.07	1.14
28 mai	35	0.56	0.71	1.27	1.60	2.02	3.62	0.78
22 juin	33	0.92	0.75	1.67	2.78	2.27	5.05	1.22

Graphique n° 10

Courbes des variations saisonnières des substances minérales, solubles et insolubles, dans les feuilles de : *Arbutus Unedo* L., *Arbutus Andrachne* L., *Erica multiflora* L.



Résultats exprimés en grammes de substances minérales contenues dans 100 gr. de substance fraîche.

Erica multiflora, les deux espèces fleurissant à peu près à la même époque.

Toutefois l'écart est ici plus faible, mais la masse des fleurs par rapport à celle des feuilles est également moins importante. De plus la migration se fait ici uniquement, semble-t-il, aux dépens des substances insolubles, puisque le taux des sels solubles augmente même légèrement. Il y aurait donc, pour des raisons et par un mécanisme qui nous échappent en grande partie, une véritable solubilisation des substances minérales primitivement insolubles, leur permettant d'émigrer dans les boutons floraux.

Nous nous sommes demandé, sans cependant attacher trop d'importance à cette hypothèse, si l'on ne devait pas chercher l'explication de cette divergence avec *Erica multiflora* dans l'inégalité d'intensité transpiratoire des deux espèces. Nous avons vu, en effet, que, sans doute, en raison de leurs conditions écologiques, *Arbutus Unedo* et *Arbutus Andrachne* transpirent moins qu'*Erica multiflora* et peut-être en résulte-t-il un apport moindre de la substance minérale au moment de la formation des fleurs chez les Arbousiers.

Dès le mois de janvier on constate une diminution, par rapport au poids de la substance sèche, de la teneur minérale des feuilles, mais elle est due à un accroissement considérable du taux des substances réductrices dans le suc foliaire dû, chez *Arbutus Unedo*, à l'action du froid hivernal.

En mars, par contre, l'abaissement existe même lorsqu'on rapporte la substance minérale à la substance fraîche et cet appauvrissement est difficilement explicable. On ne peut en effet songer, à notre avis, à une migration dans les fruits, ceux-ci nous paraissant, sur les pieds étudiés, en quantité bien faible par rapport à la masse du végétal.

En mai, nous retrouvons, comme chez *Erica multiflora*, une diminution de la substance minérale des feuilles avec l'apparition des nouvelles pousses ; le taux s'élèvera d'ailleurs très rapidement en juin, surtout pour les substances insolubles, et cette *insolubilisation* rapide de la substance minérale est un fait dont

il serait tout aussi curieux de chercher le mécanisme que celui de la *solubilisation* en automne.

Chez *Arbutus Andrachne* (tableau 16), il existe, dans la marche annuelle de la courbe des substances minérales, quelques modalités imputables, selon nous, à l'époque de la floraison qui a lieu pour cette espèce en avril-mai, et il résulte de la migration des sels minéraux à cette époque, une chute printanière de la courbe plus rapide que chez *Arbutus Unedo*.

Tableau 16

Variations saisonnières des substances minérales dans les feuilles de :

ARBUTUS ANDRACHNE L.

Année 1934-35

Lieu de prélèvement : Mezouls

DATES DES PRÉLÈVEMENTS	QUANTITÉS de subst. sèche contenues dans 100 g. de feuilles	SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. fraîche			SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. sèche			Rapport des subst. insolubles aux subst. sol.
		insol.	sol.	totales	insol.	sol.	totales	
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
12 juin 1934	28	0.96	0.70	1.66	3.42	2.50	5.92	1.36
10 juillet	29	0.84	0.85	1.69	2.89	2.93	5.82	0.98
26 août.... .	43	1.18	0.82	2.00	2.74	1.90	4.64	1.44
18 septembre ...	43	1.21	0.84	2.05	2.81	1.95	4.76	1.43
21 novembre	42	1.20	0.80	2	2.85	1.90	4.75	1.5
22 janvier 1935 ..	43	1.30	0.88	2.18	3.02	2.04	5.06	1.48
19 mars	41	0.98	0.86	1.84	2.39	2.09	4.48	1.14
2 avril	41	0.90	0.81	1.71	2.19	1.97	4.16	1.11
28 mai	36	0.56	0.70	1.26	1.55	1.94	3.49	0.79
22 juin	30	0.86	0.74	1.60	2.86	2.46	5.32	1.16

L'apport à ce moment étant assez faible, ce sont principalement les substances insolubles qui diminuent et ceci viendrait à l'appui de l'hypothèse formulée précédemment.

En septembre, il est naturel que nous ne constations, chez *Arbutus Andrachne*, aucun fléchissement de la courbe.

Quant à la légère diminution de novembre, elle est surtout nette lorsqu'on rapporte les substances minérales à la substance fraîche, ce qui laisserait supposer qu'il y a eu accroissement plus rapide de la matière organique que de la substance minérale.

D'ailleurs, dès le mois de janvier, nous retrouverons une augmentation de la teneur des feuilles en sels minéraux.

Nous avons dû nous contenter pour *Erica arborea* et *Erica scoparia* de ne suivre que les variations printanières des subs-

Tableau 17

Variations printanières des substances minérales dans les feuilles de :

ERICA ARBOREA L. et ERICA SCOPARIA L.

1935

Lieu de prélèvement : Mezouls

Noms DES ESPÈCES	DATES des prélèvements	QUANTITÉS de subst. sèche par 100 g. feuilles	SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. fraîche			SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. sèche			RAPPORT des subst. insol. aux subst. solubles
			insol.	sol.	totales	insol.	sol.	totales	
			gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
Erica arborea...	2 avril 1935	37	0.94	0.92	1.86	2.54	2.48	5.02	1.02
"	28 mai 1935	37	0.70	0.92	1.62	1.89	2.48	4.37	0.76
"	22 juin 1935	32	0.48	0.96	1.44	1.50	3	4.50	0.50
Erica scoparia...	2 avril 1935	37	0.96	0.87	1.83	2.59	2.35	4.94	1.10
"	28 mai 1935	33	0.54	0.80	1.34	1.63	2.42	4.05	0.67
"	22 juin 1935	30	0.71	0.82	1.53	2.36	2.73	5.09	0.86

tances minérales. Nous voyons (tableau 17), que du mois d'avril au mois de juin, chez *Erica arborea*, les sels minéraux ont diminué constamment aussi bien par rapport à la substance fraîche que par rapport à la substance sèche. Cette migration s'est effectuée là encore, et il en sera de même pour *Erica scoparia*, aux dépens des substances insolubles; elle atteint son maximum en juin, au moment de la floraison de l'espèce.

Chez *Erica scoparia*, la floraison a eu lieu en mai et c'est au cours de ce mois que l'on rencontre dans la feuille le minimum de sels minéraux.

Variations stationnelles. — Si nous examinons les résultats obtenus au cours des prélèvements comparatifs effectués à Mezouls et à la Campagne « les Pommettes », nous constatons (tableau 18), pour la teneur minérale rapportée à la substance sèche, que les écarts sont assez faibles entre les deux stations; toutefois pour les deux Arbousiers, le taux de substance minérale est plus élevé aux « Pommettes » qu'à Mezouls, donc plus élevé dans des conditions écologiques un peu spéciales que dans l'association naturelle. Mais nous ne devons pas nous en étonner : aux « Pommettes », en effet, les Arbousiers étaient exposés au soleil, et la transpiration, nous l'avons vu, a été plus intense pendant l'été. L'absorption, logiquement, a dû être plus grande et l'excès de substances minérales, dont nous parlions au début de ce chapitre, plus élevé.

Et ce qui vient à l'appui de cette hypothèse, c'est qu'*Erica multiflora*, qui recevait tout autant de lumière à Fontfroide qu'aux « Pommettes », et dont la transpiration était comparable, présente, par rapport à la substance sèche, approximativement la même teneur en substances minérales; ces dernières sont même en quantité légèrement plus faible, cette fois, aux « Pommettes » qu'à Fontfroide.

Entre Montarnaud et Mezouls, il existe les mêmes variations dans les conditions microclimatiques que précédemment, avec cependant cette différence qu'à Montarnaud, *Arbutus Unedo* se trouve encore dans son association naturelle; toutefois nous avons souligné que dans cette localité l'association était dégra-

Tableau 18

Variations stationnelles des substances minérales dans les feuilles de :

ARBUTUS UNEDO L., ARBUTUS ANDRACHNE L.,
ERICA MULTIFLORA L.

Noms DES ESPÈCES	DATES des prélèvements	LIEUX des prélèvements	QUANTITÉS de subst. sèche par 100 g. feuilles	SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. fraîche			SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. sèche			Rapport des subst. insol. aux subst. solubles
				insol.	sol.	totales	insol.	sol.	totales	
			gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
Arbutus	20 août 1934	Mezouls	40	1.00	0.98	1.98	2.50	2.45	4.95	1.02
Unedo	»	Camp. Les Pommettes	42	1.00	1.15	2.15	2.37	2.73	5.10	0.84
Arbutus	»	Mezouls	43	1.15	0.94	2.09	2.67	2.18	4.85	1.24
Andrachne	»	Camp. Les Pommettes	43	1.20	0.95	2.15	2.79	2.20	4.99	1.26
Erica	»	Fontfroide	55	0.80	0.95	1.75	1.45	1.72	3.17	0.84
multiflora	»	Camp. Les Pommettes	58	0.86	0.91	1.77	1.48	1.56	3.04	0.94
Arbutus	2 juin 1935	Mezouls	36	0.58	0.73	1.31	1.61	2.02	3.63	0.79
Unedo	»	Montarnaud	40	0.65	0.75	1.40	1.62	1.87	3.49	0.86
Erica	»	Fontfroide	55	0.72	0.80	1.52	1.30	1.45	2.75	0.89
multiflora	»	Montarnaud	58	0.82	0.83	1.65	1.41	1.42	2.83	0.99
Arbutus Andrachne	»	Mezouls	36	0.56	0.70	1.26	1.55	1.94	3.49	0.79

dée. Or nous constatons que si la quantité de substances minérales est par rapport au poids de la substance fraîche, plus grande dans les échantillons récoltés à Montarnaud que dans ceux venant de Mezouls, elle est au contraire plus faible, à Montarnaud, par rapport au poids de la substance sèche. Et ceci tendrait à montrer que, malgré la différence des conditions micro-climatiques, c'est bien dans son association type que le végétal est le plus riche en substances minérales.

Chez *Erica multiflora*, par contre, la teneur des feuilles en sels minéraux est dans les deux cas plus élevée à Montarnaud.

Variations spécifiques. — Pour étudier les variations spécifiques des substances minérales, chez les différentes plantes, des prélèvements ont été effectués le même jour et à la même heure sur plusieurs espèces cohabitant le même endroit.

Les résultats sont exprimés dans le tableau 19 ; ils nous montrent qu'à Montarnaud, le 2 juin 1933, les feuilles d'*Erica multiflora* étaient les plus riches en sels minéraux par rapport à 100 grammes de substance fraîche, tandis que chez *Calluna vulgaris* le taux était le plus faible. Par contre, proportionnellement au poids de la substance sèche, c'est *Arbutus Unedo* qui est le plus riche (3,49 contre 2,83 gr. pour *Erica multiflora*).

A Mezouls, le 22 juin 1922, les aiguilles de *Pinus halepensis* se sont révélées très pauvres en substances minérales ; viennent ensuite *Laurus nobilis*, les deux *Erica* et les deux Arbousiers.

Nous indiquerons en étudiant la pression osmotique, toute l'importance et la signification de ces résultats, mais en revanche, il n'est pas certain qu'ils représentent parfaitement la teneur normale en sels minéraux des différentes espèces étudiées. Nous avons vu, en effet, à quelles fluctuations, souvent considérables, les substances minérales sont soumises dans la feuille, au cours du cycle annuel de végétation, et en particulier au moment de la floraison.

Tableau 19

Variations spécifiques des substances minérales dans les feuilles.

NOMS DES ESPÈCES	Dates des prélèvements	Lieux des prélèvements	Quantités de subst. sèche par 100 g. feuilles	SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. fraîche			SUBSTANCES MINÉRALES par 100 g. subst. sèche			Rapport des subst. insol. aux subst. solubles
				insol.	sol.	totales	insol.	sol.	totales	
				gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
Arbutus Unedo	2 juin 1935	Montarnaud	40	0.65	0.75	1.40	1.62	1.87	3.49	0.86
Erica multiflora	"	"	58	0.82	0.83	1.65	1.41	1.42	2.83	0.99
Erica cinerea	"	"	48	0.79	0.55	1.34	1.64	1.14	2.78	1.43
Calluna vulgaris	"	"	42	0.48	0.40	0.88	1.14	0.95	2.09	1.20
Arbutus Unedo	22 juin 1935	Mezouls	33	0.92	0.75	1.67	2.78	2.27	5.05	1.22
Arbutus Andrachne	"	"	30	0.86	0.74	1.60	2.86	2.46	5.32	1.16
Laurus nobilis	"	"	48	0.81	0.70	1.51	1.68	1.46	3.14	1.15
Pinus halepensis	"	"	35	0.34	0.28	0.62	0.97	0.80	1.77	1.21
Erica arborea	"	"	32	0.48	0.96	1.44	1.50	3	4.50	0.50
Erica scoparia	"	"	30	0.71	0.82	1.53	2.36	2.73	5.09	0.86

II. — ETUDE DU SUC DE TISSUS

Afin d'analyser d'une façon plus précise, les causes des variations de la pression osmotique dans les végétaux, nous avons déterminé chez plusieurs espèces et à différentes dates, la teneur du suc foliaire en substances minérales.

Nous avons déjà indiqué que ces recherches prendront toute leur importance au moment de l'étude de la pression osmotique ; on ne peut, en effet, tirer trop de conclusions quant aux variations des substances minérales dans les espèces étudiées, les prélèvements ayant été, à dessein, effectués à des dates quelconques, au cours de journées parfois nullement caractéristiques du mois ou de la saison et dans des conditions écologiques fort différentes. Notons cependant pour *Erica arborea* et *Erica scoparia* une faible teneur du suc en substances minérales, mais qui se rapproche et même dépasse celle d'*Arbutus Unedo* lorsqu'on la rapporte au poids de la substance sèche.

Variations journalières. — Pour suivre ces variations, trois prélèvements ont été effectués au cours de la journée, à chacune des dates indiquées précédemment : le premier échantillon était cueilli le matin à 7 heures (GREENWICH) en hiver, à 6 heures en été ; le second à midi, le dernier le soir à 17 ou 18 heures en hiver, et 19 heures en été.

Nous n'avons indiqué dans le tableau 20 que les résultats de quatre expériences, car ils suffisent à caractériser la marche journalière des variations de la substance minérale pour chaque saison.

Les écarts, nous le voyons, sont, en général, assez faibles, ils sont cependant un peu plus importants pour *Arbutus Andrachne* et *Erica multiflora* que pour *Arbutus Unedo*, et c'est au mois de juillet qu'ils atteignent, pour toutes les espèces, leur amplitude maxima.

Chez les deux Arbousiers, durant ce même mois de juillet, ainsi qu'en septembre, la teneur des feuilles en substances minérales augmente constamment au cours de la journée jus-

qu'à 19 heures, tandis qu'en hiver et au printemps le maximum est atteint à midi.

Tableau 20

*Variations journalières des substances minérales
dans 100 cc. de suc de tissus.*

Noms DES ESPÈCES	HEURES DES PRÉLÈVEMENTS	27 28 MAI	9-10 JUILLET	17-18 SEPTEMBRE	22 23 JANVIER
		gr.	gr.	gr.	gr.
Arbutus Unedo	6-7 h.	1.20	1.70	1.71	1.86
	12 h.	1.23	1.74	1.75	1.86
	18-19 h.	1.22	1.76	1.75	1.86
Arbutus Andrachine	6-7 h.	1.24	1.75	1.84	2.07
	12 h.	1.28	1.81	1.88	2.09
	18-19 h.	1.26	1.82	1.89	2.08
Erica multiflora	6-7 h.	1.52	1.58	1.40	1.53
	12 h.	1.57	1.63	1.43	1.53
	18-19 h.	1.58	1.64	1.44	1.53

Nous retrouvons, là encore, une explication avec l'étude de la transpiration, qui dans le sous bois de Mezouls baisse rapidement au cours de l'après-midi presque toute l'année, sauf pendant les mois chauds. A Fonfroide, au contraire, *Erica multiflora* transpire assez tard dans la soirée et nous voyons que dès le mois de mai la teneur en substances minérales est plus forte le soir qu'à midi.

L'appauvrissement des feuilles d'*Arbutus Unedo* en fin de journée, pendant presque toute l'année, ne peut guère s'expliquer que

par une migration de la substance minérale, qui peut commencer dans l'après-midi.

CONDUCTIBILITÉ DES SUCS DE TISSUS

La conductibilité variant, on le sait, avec la teneur des solutions en électrolytes, il paraît plausible d'en chercher, dans les suc de tissus, la relation avec la substance minérale; mais il ne faut pas oublier, que la conductibilité est fonction, non seulement de la *quantité* d'électrolytes, mais de la *nature* de ces électrolytes et de la *vitesse* des ions. Or la composition minérale d'un suc de tissus change constamment, et même en admettant qu'elle demeure constante, la proportion des autres constituants cellulaires et en particulier des glucides étant variable, il en résultera des différences de viscosité qui auront leur répercussion sur la valeur de la conductibilité.

Dès lors la conductibilité sera influencée, non seulement par la substance minérale, mais encore par l'ensemble des variations des autres constituants de la cellule. Il ne faut d'ailleurs pas oublier que les sels minéraux ne sont pas les seuls électrolytes du suc de tissus et que l'on doit laisser une place assez large aux acides organiques dont les fluctuations seront étudiées ultérieurement.

Technique. — Nous avons employé la méthode classique, dont le principe, nous le rappelons, est le suivant : on mesure la résistance offerte au passage du courant électrique par une colonne du liquide examiné, colonne de hauteur et de section bien déterminées.

N'ayant qu'un volume assez restreint de suc végétal à notre disposition, nous avons employé une cuve de faibles dimensions nous permettant d'opérer sur deux centimètres cubes de liquide,

Afin d'éliminer, dans la mesure du possible, les causes d'erreur, la mesure de la résistivité eut lieu dès l'obtention du suc.

Avec l'appareil utilisé (ohmmètre Chauvin Arnoux), et dans les conditions de l'expérience, la résistance r pouvait être appréciée à 1/2 ohm près, l'erreur relative est donc de 1 o/o.

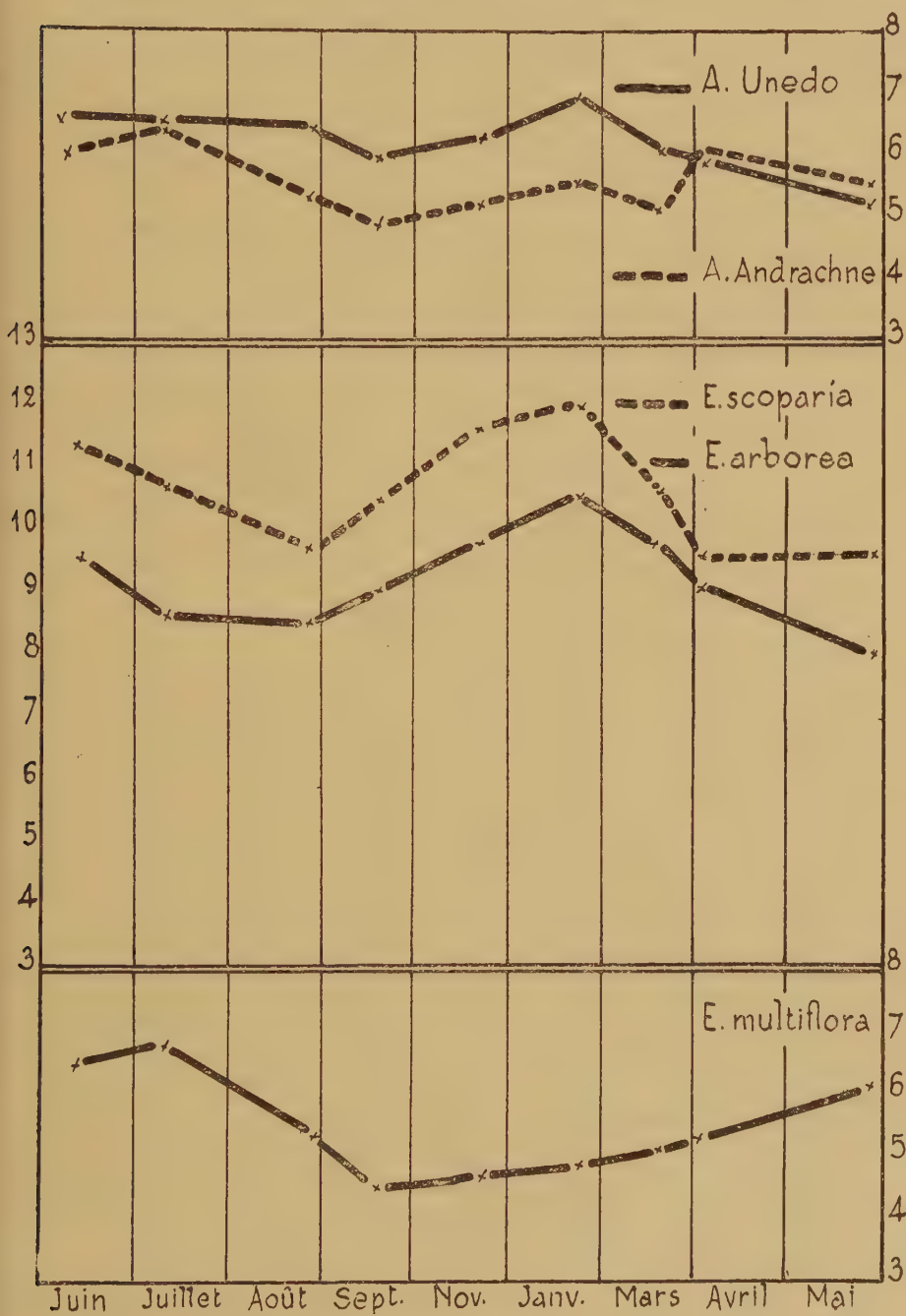
Tableau 21

Conductibilité des sucres de tissus foliaires à $+15^{\circ}$.

Noms DES ESPÈCES	11-12 Juin 1934	9-10 Juillet	26-28 Août	17-18 Septembre	20-21 Novembre	22-23 Janvier	18-19 Mars	1-2 Avril	27-28 Mai	21-22 Juin
Arbutus Unedo	6.6×10^{-3} mhos	6.5×10^{-3}	6.4×10^{-3}	5.9×10^{-3}	6.2×10^{-3}	6.9×10^{-3}	6.1×10^{-3}	5.9×10^{-3}	5.3×10^{-3}	6.5×10^{-3}
Arbutus Andrachne	6.1×10^{-3} mhos	6.4×10^{-3}	5.3×10^{-3}	4.9×10^{-3}	5.2×10^{-3}	5.6×10^{-3}	5.1×10^{-3}	6.1×10^{-3}	5.5×10^{-3}	6.4×10^{-3}
Erica multiflora	6.5×10^{-3} mhos	6.8×10^{-3}	5.3×10^{-3}	4.5×10^{-3}	4.7×10^{-3}	4.9×10^{-3}	5.1×10^{-3}	5.3×10^{-3}	6.2×10^{-3}	6.5×10^{-3}
Erica arborea	9.6×10^{-3} mhos	8.7×10^{-3}	8.5×10^{-3}	9.1×10^{-3}	9.8×10^{-3}	10.6×10^{-3}	9.8×10^{-3}	9.1×10^{-3}	8.1×10^{-3}	9.5×10^{-3}
Erica scoparia	11.3×10^{-3} mhos	10.8×10^{-3}	9.7×10^{-3}	10.5×10^{-3}	11.7×10^{-3}	12.04×10^{-3}	10.7×10^{-3}	9.6×10^{-3}	9.7×10^{-3}	10.8×10^{-3}

Graphique n° 11

Courbes des variations saisonnières de la conductibilité des sucres de tissus
chez : *Arbus Unedo* L., *Arbutus Andrachne* L., *Erica scoparia* L., *Erica arborea* L.
et *Erica multiflora* L.



Résultats exprimés en mhos.

Résultats. — Les valeurs de la conductibilité du suc de tissus se sont montrées nettement plus élevées chez *Erica arborea* et *Erica scoparia* que dans les trois autres espèces (v. tableau 21 et Graph. 11). Ce fait peut trouver son explication d'une part dans la grande quantité d'eau contenue dans la cellule, qui favorise l'ionisation et, d'autre part, dans la teneur toujours élevée du suc en substances minérales par rapport aux autres constituants cellulaires.

Par contre les sucres des trois autres espèces offrent approximativement la même résistance au passage du courant.

Or si nous examinons la teneur en substances minérales des sucres d'*Arbutus Unedo* et d'*Erica multiflora*, le 22 juin 1933, nous voyons que c'est *Erica multiflora* dont le poids de substance sèche est le plus élevé (19,13 gr. contre 17,90 gr.), mais le poids des substances minérales est également plus important (1,66 gr. contre 1,50 gr.); par contre, nous verrons que le taux des glucides sera plus faible (0,43 gr. contre 0,51 gr.). Il n'est donc pas étonnant, en raison du jeu compensateur de ces différentes données, que nous en trouvions les mêmes valeurs pour la conductibilité (5,5 ohms) dans les deux cas.

Un examen attentif des résultats indiqués dans les divers tableaux montrerait d'ailleurs que ce n'est pas là un fait isolé et qu'une explication de ce genre est valable dans la majorité des cas.

Si nous envisageons maintenant l'allure générale des courbes de variations annuelles de la conductibilité, nous voyons qu'*Erica multiflora* se distingue nettement des autres *Ericacées*.

Le maximum de conductibilité est atteint en juillet et le minimum en septembre, ce dernier paraissant bien être la conséquence de l'abaissement du taux des substances minérales à cette époque. Nous retrouverons d'ailleurs le même fléchissement de la courbe en septembre chez *Arbutus Unedo*, mais ici le maximum de conductibilité sera atteint en janvier, de même pour *Erica arborea* et *Erica scoparia*, alors qu'*Arbutus Andrachne* se rapproche d'*Erica multiflora* et présente son maximum d'ionisation en juin-juillet.

En définitive, et pour comparer nos résultats à ceux d'autres physiologistes, nous constatons une augmentation de la conductibilité par le froid, mais cette augmentation est surtout nette chez les trois *Ericacées* sub-méditerranéennes, et à peine accusée chez les espèces eu-méditerranéennes.

Il ressort d'autre part de cette étude que la valeur et l'allure saisonnière de la marche de la conductibilité varient avec chaque espèce : *Erica multiflora*, *Erica arborea*, *Erica scoparia* nous en fournissent une preuve indéniable, et nous paraissent ainsi être en désaccord avec certains savants étrangers et plus particulièrement CONSTANTINESCU (1933), pour qui « la notion d'espèce ne paraît pas jouer dans les variations de conductibilité occasionnées par le froid un rôle bien important » ; mais nous ferons remarquer que cet auteur a formulé sa conclusion à la suite d'une étude sur les *céréales* (blé et orge) et sur les *variétés* de ces deux espèces, tandis que nous avons opéré sur des *plantes ligneuses*, *vivaces à feuilles persistantes* et sur des espèces bien *caractérisées*. Il n'est donc nullement surprenant que nous arrivions à une conclusion quelque peu différente, *d'autant plus que le froid est loin d'avoir la même intensité dans les deux régions.*



En résumé, nous avons constaté, chez toutes les *Ericacées* languedociennes, un abaissement du taux de la substance minérale des feuilles au début de la floraison, portant presque exclusivement sur les substances solubles chez *Erica multiflora* et principalement sur les substances insolubles dans les autres espèces. Cette baisse dans la teneur en minéraux des feuilles peut s'expliquer par la migration qui se produit vers les inflorescences au cours de la floraison.

D'autre part, sans préjuger du rôle joué par la transpiration dans la vie du végétal, favorable ou néfaste, la relation de cette fonction physiologique avec le taux et surtout les variations des substances minérales dans les feuilles, nous paraît difficile à nier dans le cas présent, et nous pensons, que lorsque cette corrélation fait défaut, c'est peut-être qu'elle est masquée par un important excès de matière minérale dans le végétal.

De plus, nous voudrions insister sur les différences souvent considérables, qui nous sont apparues entre la teneur en sels minéraux des feuilles et la teneur du suc extrait des feuilles. C'est donc au suc lui-même qu'il faut s'adresser si l'on veut chercher un rapport avec la conductibilité, la pression osmotique et sans doute par contre-coup avec la transpiration.

L'étude des variations journalières de la substance minérale nous a montré que c'était en été que les écarts étaient les plus élevés ; ils restent toutefois assez faibles.

Quant à la conductibilité du suc de tissus, sa valeur est plus grande chez *Erica arborea* et *Erica scoparia* que dans les trois autres espèces.

Nous avons constaté également une augmentation de la conductibilité avec le froid, mais plus importante chez les Ericacées sub-méditerranéennes que chez les espèces eu-méditerranéennes.

C. — LA SUBSTANCE ORGANIQUE

GLUCIDES SOLUBLES

Nous n'avons pas, dans ce chapitre, entrepris l'étude détaillée des glucides chez les Ericacées. C'est là une question beaucoup trop vaste pour entrer dans le cadre de notre travail. Envisageant plus particulièrement l'étude des variations de la pression osmotique, nous nous sommes contenté de suivre, dans le suc de tissus, les variations du bloc glucidique soluble, réducteur et non réducteur.

Technique. — Les substances réductrices ont été dosées directement sur 0 cc. 5 ou 1 cc. de suc de feuilles, suivant sa richesse en glucides, par la méthode classique de G. BERTRAND. Il n'est pas nécessaire de prendre d'autres précautions que celles exigées par la technique habituelle. Les résultats furent exprimés en grammes de glucose et rapportés à 100 cc. de suc.

Les osides étaient ensuite hydrolysés — en opérant toujours sur 0 cc. 5 ou 1 cc. — par contact, pendant une heure au bain-marie bouillant, avec deux ou quatre centimètres cubes d'acide

chlorhydrique décinormal. Après refroidissement, le mélange était neutralisé par de la soude décijnormale et le dosage continué, toujours par le procédé classique de G. BERTRAND. La différence entre ce résultat et celui trouvé précédemment nous donnait la teneur du suc en glucides solubles non réducteurs. Les résultats furent également exprimés en grammes de glucose par 100 cc. de suc.

Nous nous sommes, à la suite de nombreux auteurs, posé la question de savoir s'il fallait ou non déféquer le liquide avant le dosage des substances réductrices. Sans doute la présence d'hydroquinone dans certains des sucS étudiés, constitue une cause d'erreur; toutefois, les dosages étant comparatifs, nous avons pensé que cette erreur serait assez faible et nous avons suivi STEINER (1933), pour qui l'on peut pratiquement doser les substances réductrices sans défécation du suc, du moins dans l'étude des rapports des glucides avec la pression osmotique.

Résultats. — En vue d'analyser les causes des variations de la pression osmotique, nous avons effectué, comme pour les substances minérales, une série de dosages comparatifs avec détermination du poids de la substance sèche contenue dans 100 cc. de suc. Ces résultats seront indiqués lors de l'étude de la pression osmotique.

Variations saisonnières. — La teneur du suc foliaire d'*Erica multiflora* en glucides solubles, réducteurs et non réducteurs, est plus faible que celle des deux Arbousiers et un peu plus élevée que chez *Erica arborea* et *Erica scoparia* (tableaux 22 et 23).

De même, par rapport au poids de la substance sèche du suc, *Erica multiflora* est toujours très pauvre en matières sucrées; par contre la richesse en glucides des deux autres *Erica* est en général supérieure à celle d'*Arbutus Unedo* et d'*Arbutus Andrachne*.

De plus, nous voyons d'après le graphique 12 et en particulier pour les glucides réducteurs, que c'est la courbe d'*Erica multiflora* qui est la plus uniforme.

Tableau 22

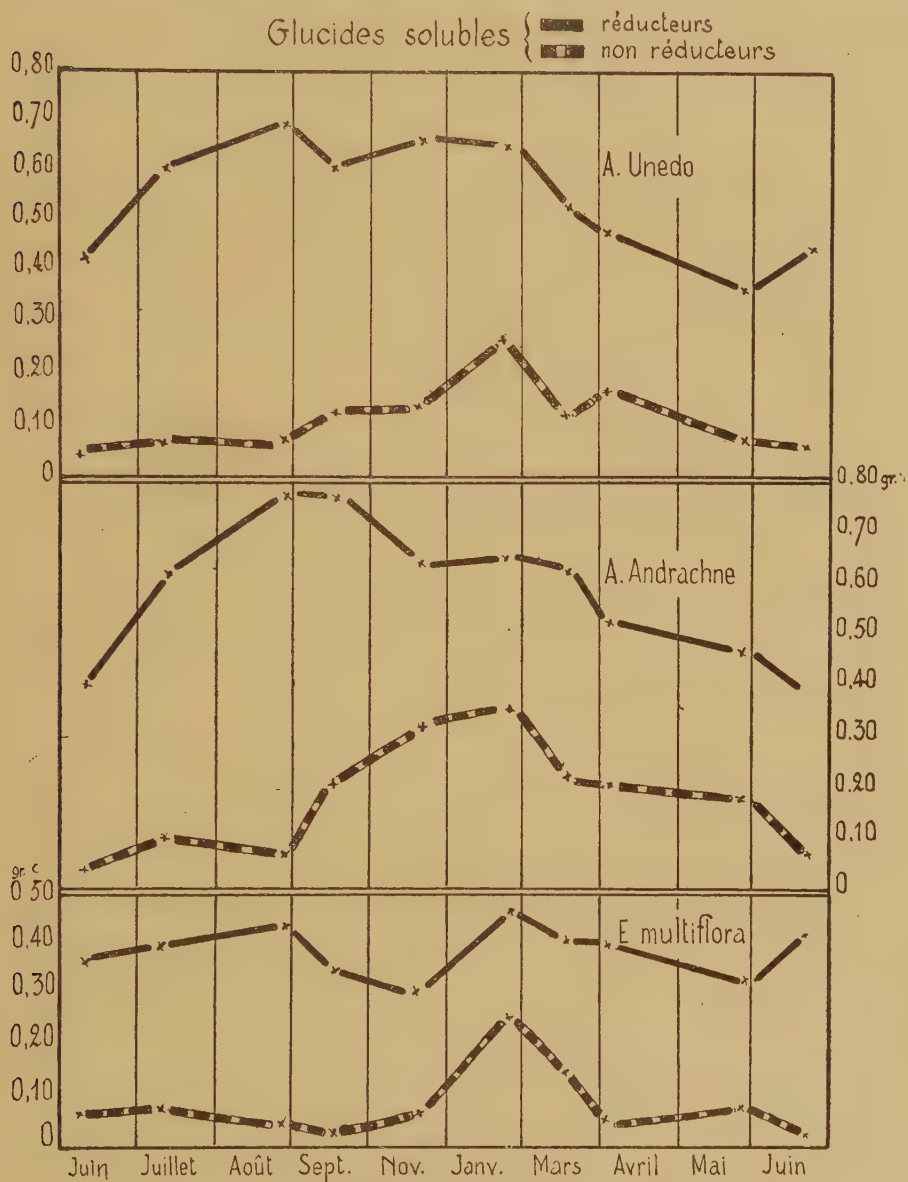
Variations saisonnières des glucides solubles dans 100 cc. de suc de tissus.

DATES DES PRÉLÈVEMENTS	ARBUTUS UNEDO		ARBUTUS ANDRACHNE		ERICA MULTIFLORA	
	Quantité de glucides exprimée en gr. de glucose		Quantité de glucides exprimée en gr. de glucose		Quantité de glucides exprimée en gr. de glucose	
	réduct.	non réduct.	réduct.	non réduct.	réduct.	non réduct.
11-12 juin 1934	0,43 ^{gr.}	0,07 ^{gr.}	0,41 ^{gr.}	0,05 ^{gr.}	0,37 ^{gr.}	0,07 ^{gr.}
9-10 juillet	0,61	0,09	0,62	0,11	0,40	0,08
26-28 août	0,69	0,09	0,78	0,08	0,43	0,05
17-18 septembre	0,61	0,14	0,77	0,22	0,35	0,03
20-21 novembre	0,66	0,15	0,64	0,33	0,30	0,07
22-23 janvier 1935	0,65	0,28	0,65	0,37	0,46	0,27
18-19 mars	0,535	0,135	0,63	0,22	0,40	0,15
1-2 avril	0,48	0,18	0,53	0,21	0,40	0,05
27-28 mai	0,37	0,08	0,47	0,18	0,32	0,08
21-22 juin	0,45	0,07	0,39	0,07	0,42	0,14

Dans cette espèce le taux des glucides réducteurs s'élève de juin à août et diminue en septembre et en novembre. L'appauvrissement du mois de septembre trouve facilement son explication dans la préparation de la floraison qui a eu lieu au début d'octobre. La migration se fait d'ailleurs aux dépens des sucres

Graphique n° 12

Courbes des variations saisonnières des glucides solubles, réducteurs et non réducteurs, dans les feuilles de : *Arbutus Unedo* L., *Arbutus Andrachne* L., *Erica multiflora* L.



Résultats exprimés en grammes de glucose contenus dans 100 cc. du suc,

réducteurs comme des sucres non réducteurs et le résultat est à rapprocher de ce que MEUNIER (1933) a obtenu chez *Lathyrus tuberosus* L.

Par contre, la diminution des substances sucrées réductrices dans le suc, en novembre, est plus difficile à interpréter chez ce végétal à feuilles persistantes.

En janvier, le taux des glucides solubles s'élève, et il faut remarquer que cette augmentation est même un peu plus importante pour les glucides non réducteurs que pour les glucides réducteurs. Or à ce moment la glucidogénèse était certainement très ralentie malgré les journées ensoleillées dont est gratifiée la région languedocienne au mois de janvier. Mais nous ferons observer qu'à cette époque de l'année la dépense du végétal est minime ; en effet, il ne se forme pas encore de nouvelles pousses, et d'autre part la respiration est réduite à son minimum en raison de l'abaissement de température. Il n'est donc pas surprenant que les sucres non réducteurs bien qu'apparaissant en quantité moindre, soient cependant plus abondants en hiver dans le suc foliaire. Ce n'est d'ailleurs pas un fait isolé et nous retrouvons chez les deux Arbousiers la même différence d'intensité dans les variations, au cours de la saison froide, des glucides réducteurs et des glucides non réducteurs.

En mars et avril, avec le départ de la végétation, plus précoce à Fontfroide qu'à Mezouls, nous assistons chez *Erica multiflora*, à une glucidolyse intense ; cependant en mai la courbe se relève légèrement pour les sucres non réducteurs. Les sucres réducteurs, par contre, diminuent à cette époque avec la présence des nouvelles pousses.

Nous retrouvons, chez *Arbutus Unedo*, après une augmentation progressive en juillet et en août, un léger fléchissement, en septembre, de la courbe des glucides réducteurs contenus dans le suc foliaire. La quantité de glucides non réducteurs par contre, augmente légèrement, et l'explication donnée à propos des substances minérales reste valable ; le nombre de fleurs, avons-nous dit, est beaucoup plus faible chez *Arbutus Unedo*, par rapport à la masse des feuilles, que chez *Erica multiflora* ;

Tableau 23

Variations printanières des glucides solubles dans le suc de tissus de : *Erica arborea* L. et *Erica scoparia* L.

NOMS DES ESPÈCES	LIEUX DES PRÉLÈVEMENTS	DATES des prélèvements	Poids de 100 cc. suc	SUBSTANCE SÈCHE dans 100 cc. suc	POIDS DES GLUCIDES contenus dans 100 cc. suc		POIDS DES GLUCIDES contenus dans 100 gr. suc		POIDS DES GLUCIDES contenus dans 100 gr. subst. sèche	
					réduct.	non réduct.	réduct.	non réduct.	réduct.	non réduct.
			gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
<i>Erica arborea</i>	Mezouls	2 avril 1935	93.8	11.2	0.47	0.08	0.50	0.08	4.19	0.72
"	"	28 mai 1935	95.2	9.31	0.20	0.07	0.21	0.07	2.14	0.76
"	"	22 juin 1935	95.74	10.85	0.31	0.07	0.32	0.07	2.85	0.65
<i>Erica scoparia</i>	Mezouls	2 avril 1935	94.8	11.9	0.45	0.11	0.47	0.11	3.86	0.84
"	"	28 mai 1935	96.4	10.35	0.22	0.06	0.23	0.06	2.12	0.58
"	"	22 juin 1935	96.7	10.85	0.42	0.08	0.43	0.08	3.87	0.83

aussi, le bloc glucidique total subit-il, chez *Arbutus Unedo*, une diminution moindre.

La floraison terminée, les glucides augmenteront, en novembre, dans le suc foliaire d'*Arbutus Unedo*, mais tandis que les glucides réducteurs, après être restés stationnaires en janvier, diminueront progressivement jusqu'au mois de mai, les glucides non réducteurs suivront une marche différente. La courbe passe, en effet, par un maximum en janvier, comme chez *Erica multiflora*, s'abaisse en mars, pour s'élever légèrement en avril puis descendre à nouveau en mai et juin.

L'appauvrissement très net des feuilles en glucides au cours du printemps est dû, très probablement, à une migration dans la tige provoquée par la préparation de la poussée foliaire printanière et par une respiration plus intense.

Arbutus Andrachne se rapproche d'*Arbutus Unedo* quant à la teneur et la variation des substances sucrées dans le suc foliaire, toutefois le minimum de septembre n'existe pas. Par contre on constate en novembre un fléchissement de la courbe des glucides réducteurs comparable à ce que nous avons observé chez *Erica multiflora*.

En janvier, le bloc glucidique soluble augmente légèrement par suite de la concentration du suc et nous assistons ensuite à une glucidolyse intense rendue nécessaire par la formation des fleurs en avril et des jeunes pousses en mai.

La teneur du suc en glucides est un peu plus forte dans cette espèce que chez *Arbutus Unedo*.

Dans le tableau 23 sont consignées les variations printanières des substances sucrées chez *Erica arborea* et *Erica scoparia*.

Ces deux espèces accusent en mai, une diminution sensible des glucides réducteurs contenus dans le suc foliaire ; cette diminution est vraisemblablement en rapport avec la préparation de la floraison qui a lieu, nous le rappelons, au début de juin pour *Erica arborea* et au cours du mois de mai pour *Erica scoparia*.

Il est intéressant de faire remarquer que cet appauvrissement existe également lorsqu'on rapporte les glucides au poids de la substance sèche : dès lors, il y a donc bien eu, pour ces deux

espèces, diminution des glucides et non pas de l'ensemble de la matière organique. Cette observation est d'ailleurs valable pour *Arbutus Unedo*.

Variations stationnelles. — Le 20 août 1934, nous constatons (tableau 24), pour les trois espèces étudiées comparativement, une teneur plus élevée du suc en glucides réducteurs à la Campagne « les Pommettes » qu'à Mezouls. Toutefois cette augmentation est surtout nette pour les deux Arbousiers et l'explication doit encore en être cherchée, à notre avis, comme pour les substances minérales, dans la différence d'exposition et de conditions microclimatiques. L'intensité du facteur photique, en particulier, était beaucoup plus grande aux « Pommettes » qu'à Mezouls.

Pour *Erica multiflora*, l'écart est bien moins grand, en raison des conditions microclimatiques très proches dans les deux stations.

Les glucides non réducteurs ne subissent que de faibles variations.

Le 2 juin 1935, la teneur du suc foliaire en glucides est à nouveau plus élevée à Montarnaud qu'à Mezouls, pour *Arbutus Unedo*.

Dans les deux endroits *Arbutus Unedo* se trouve au milieu de son association naturelle, mais à Montarnaud le déficit hygrométrique, le coefficient d'évaporation et surtout l'intensité lumineuse et la température avaient des valeurs plus élevées qu'à Mezouls ; la formation des glucides s'en est trouvée accélérée considérablement et le poids de la substance sèche accru.

Pour *Erica multiflora* au contraire qui, nous l'avons déjà indiqué lors de l'étude des substances minérales, se trouvait dans des conditions microclimatiques comparables dans les deux stations, l'écart est presque insignifiant.

Et de cet ensemble de remarques, ressort, d'une façon très explicite, l'influence des conditions écologiques sur le métabolisme des glucides. Il est possible également, qu'il n'existe que de faibles différences, dans la teneur des tissus en glucides, chez deux végétaux de même espèce, choisis dans leur associa-

Tableau 24

Variations stationnelles des glucides solubles dans 100 cc. de suc de tissus.

NOMS DES ESPÈCES	DATES des prélèvements	LIEUX DES PRÉLÈVEMENTS	QUANTITÉS DE GLUCIDES (en gr. de glucose) par 100 cc. de suc	
			réducteurs	non réduct.
Arbutus Unedo	20 août 1934	Mezouls	gr. 0.67	gr. 0.08
	»	Campagne « les Pommettes »	0.74	0.08
Arbutus Andrachne	»	Mezouls	0.70	0.13
	»	Campagne « les Pommettes »	0.89	0.10
Erica multiflora	»	Fontfroide	0.47	0.05
	»	Campagne « les Pommettes »	0.50	0.06
Arbutus Unedo	2 juin 1935	Mezouls	0.35	0.11
	»	Montarnaud	0.635	0.095
Erica multiflora	»	Fontfroide	0.35	0.05
	»	Montarnaud	0.37	0.06
Arbutus Andrachne	»	Mezouls	0.54	0.06

tion naturelle en deux régions différentes, et soumis à des conditions microclimatiques comparables.

Ces sortes de recherches physiologiques, étendues aux différents constituants des tissus, permettront peut être de préciser la notion d'association et d'établir par quels processus l'association réalise, comme l'admet BRAUN-BLANQUET, l'optimum de conditions biologiques favorables au développement de l'individu.

Variations journalières. — Les variations journalières des glucides dans le suc sont aussi délicates à suivre que celles des substances minérales, et il est d'une nécessité absolue de prendre, lors des prélèvements, les précautions que nous avons déjà

Tableau 25

Variations journalières des glucides solubles dans 100 cc. de suc de tissus

Noms DES ESPÈCES	HEURES des prélèvements	27-28 Mai		9-10 Juillet		17-18 Sept.		3-22 Janvier	
		Quantités de glucides exprimées en gr. de glucose							
		réduct.	non réduct.	réduct.	non réduct.	réduct.	non réduct.	réduct.	non réduct.
Arbutus Unedo	6-7 h.	gr. 0.34	gr. 0.08	gr. 0.55	gr. 0.08	gr. 0.56	gr. 0.16	gr. 0.64	gr. 0.28
	12 h.	0.40	0.07	0.64	0.10	0.62	0.13	0.66	0.28
	18-19 h.	0.38	0.08	0.65	0.12	0.65	0.13	0.65	0.27
Arbutus Andrachne	6-7 h.	0.43	0.18	0.57	0.11	0.75	0.25	0.62	0.37
	12 h.	0.51	0.19	0.66	0.10	0.79	0.27	0.68	0.38
	19-18 h.	0.47	0.17	0.65	0.11	0.76	0.25	0.63	0.38
Erica multiflora	6-7 h.	0.29	0.05	0.36	0.07	0.34	0.01	0.46	0.24
	12 h.	0.34	0.11	0.43	0.09	0.36	0.04	0.46	0.30
	18-19 h.	0.31	0.12	0.41	0.12	0.34	0.05	0.46	0.25

indiquées, si l'on veut obtenir des résultats ayant une signification.

Nous retrouvons à propos des glucides (tableau 25), les principales observations faites au cours de l'étude des substances minérales.

C'est toujours en juillet et en septembre que les variations sont les plus importantes, et à cette époque la teneur du suc foliaire en substances réductrices est en général plus élevée le soir qu'à midi et à plus forte raison que le matin.

En mai, l'écart est plus grand chez *Erica multiflora*, espèce de plein soleil, que pour les Arbousiers étudiés dans un sous-bois.

En janvier, par contre, le taux des glucides reste constant.

Signalons encore que, si l'on calcule le pourcentage des variations au cours de la journée des sucres réducteurs et des sucres non réducteurs, ces derniers subissent, en général, des fluctuations plus importantes que les hexoses. Et ceci viendrait à l'appui de l'hypothèse qui veut que le saccharose soit le premier sucre formé au cours de la photosynthèse.

Toutefois, il est bien évident que seules des recherches plus approfondies, en particulier par les méthodes biochimiques, permettront de donner une solution au problème.

*
* *

En définitive, et bien que nous n'ayons pas étudié spécialement la question des glucides, nos expériences nous ont permis de mettre en évidence dans le suc foliaire des rameaux floraux des Ericacées languedociennes, un enrichissement en glucides au cours de l'été et un appauvrissement lors de la floraison.

De plus *Erica multiflora*, *Arbutus Unedo* et *Arbutus Andrachne*, nous ont montré en hiver une augmentation de la teneur en glucides corrélative d'une concentration du suc foliaire, mais les variations des glucides non réducteurs furent en général plus importantes que celles des glucides réducteurs.

Au printemps, le taux des glucides diminue dans le suc des feuilles.

De toutes les Ericacées étudiées *Erica multiflora* est l'espèce la moins riche en glucides, c'est aussi celle qui présente la plus grande uniformité dans ses variations saisonnières.

Enfin l'étude des variations stationnelles nous a permis de mettre en évidence l'influence des facteurs externes sur la glucidogénèse et d'apporter quelques faits susceptibles de nous renseigner sur le rôle joué en biologie par la notion d'association.

Au cours de la journée, les variations des glucides sont plus importantes en été qu'en hiver et proportionnellement plus importantes pour les sucres non réducteurs que pour les sucres réducteurs.

ACIDES LIBRES ET DEMI-COMBINÉS

On sait que la réaction du suc végétal est en général acide, en raison de la présence d'acides organiques provenant, pour la plupart, de l'oxydation incomplète des glucides, et accessoirement des corps gras et de certains protides.

Il est dès lors bien évident que les variations de l'activité cellulaire auront une répercussion importante sur la formation des acides organiques dans les végétaux.

D'autre part, la production de ces corps augmente, en proportion variable suivant la nature de l'acide formé, la pression osmotique du suc de tissus et par contre-coup ralentit l'intensité transpiratoire (AUBERT 1892 ; ASTRUC 1903, etc.).

Notre but n'a pas été d'isoler ou même simplement de suivre d'une façon parfaite les variations des acides chez les Ericacées languedociennes. On rencontre, en effet, ces acides, soit à l'état libre, soit à l'état combiné, et BERTHELOT et ANDRÉ insistent, avec juste raison, sur le fait « qu'il n'y a pas de relations entre la dose totale des acides végétaux contenus dans une plante, et le titre acidimétrique des sucres extraits de ses différentes parties ».

Aussi bien, étudiant plus particulièrement l'influence des variations des acides sur les valeurs de la pression osmotique, nous nous sommes contenté de doser les acides libres et demi-combinés ; nous chercherons ensuite les relations entre les fluctuations de ces corps et celles du pH dans les sucres de tissus.

De plus, en raison de la présence, certaine chez *Arbutus Unedo*, probable ou en tout cas possible chez les autres Ericacées languedociennes, d'*arbutoside*, par conséquent d'*hydroquinone*, cette substance a pu venir s'ajouter aux acides et être dosée, en particulier au printemps, en même temps qu'eux.

Technique. — Dans un vase d'Erlenmeyer, on verse environ 50 cc. d'eau distillée qu'on neutralise en présence de phtaléine du phénol par une, rarement deux gouttes, de KOH N/50.

L'eau étant ainsi neutralisée, on mesure 1 cc. de suc foliaire, obtenu en prenant les précautions indiquées précédemment ; on détermine le titre acidimétrique au moyen d'une solution de KOH N/50.

Les sucs d'Ericacées prenant par addition de potasse une coloration jaune paille plus ou moins accusée, la fin du dosage a été effectuée par touches sur une plaque blanche de porcelaine, à godets, contenant quelques gouttes de phénolphtaléine.

On arrive ainsi facilement à apprécier la fin de la réaction à une ou deux gouttes près, et les résultats peuvent être considérés comme exacts à un dixième de centimètre cube près.

Les résultats sont exprimés en centimètres cubes de KOH N/50 et en grammes d'acide acétique par 100 cc. de suc de tissus.

Résultats. — Les variations des acides ont été suivies du mois de novembre 1934 au mois de janvier 1935.

Variations saisonnières. — L'acidité libre et semi-combinée (tableau 26) est plus forte, chez *Erica multiflora*, au mois de novembre qu'au mois de janvier. Elle se relève ensuite au printemps, pour atteindre son maximum en mai au moment de la plus grande activité cellulaire. En juin, on constate une nouvelle diminution de l'acidité libre.

Nous remarquons, d'autre part, qu'ici encore, *Erica multiflora* se distingue des autres Ericacées languedociennes par de plus faibles écarts dans la marche saisonnière de l'acidité libre.

Erica arborea se rapproche cette fois, par l'allure des variations de son acidité, davantage d'*Erica multiflora* que des Arbousiers, mais les écarts sont un peu plus importants que chez *Erica multiflora*.

Tableau 26

Variations saisonnières de l'acidité libre et demi-combinée des sucs d'Eriacées.

DATES DES PRÉLÈVEMENTS	ERICA MULTIFLORA		ERICA ARBOREA		ARBUTUS UNEDO		ARBUTUS ANDRACHNE	
	FONTFROIDE		MEZOULS		MEZOULS		MEZOULS	
	Nombre de cc. KOH n/50 pour 100 cc. de suc	Nombre de gr. d'ac. acét. pour 100 cc. de suc	Nombre de cc. KOH n/50 pour 100 cc. de suc	Nombre de gr. d'ac. acét. pour 100 cc. de suc	Nombre de cc. KOH n/50 pour 100 cc. de suc	Nombre de gr. d'ac. acét. pour 100 cc. de suc	Nombre de cc. KOH n/50 pour 100 cc. de suc	Nombre de gr. d'ac. acét. pour 100 cc. de suc
21-20 novembre.....	750 cc.	0.90 gr.	530 cc.	0.63 gr.	580 cc.	0.69 gr.	630 cc.	0.75 gr.
23-22 janvier.....	560	0.67	480	0.57	640	0.76	660	0.79
19-18 mars.....	640	0.76	590	0.70	670	0.80	780	0.93
2-1 avril.....	720	0.86	680	0.81	720	0.86	860	1.03
28-27 mai.....	930	1.11	910	1.09	1250	1.50	1120	1.34
22-21 juin.....	780	0.93	730	0.87	1210	1.45	1080	1.29

L'époque de la floraison ne semble pas avoir entraîné de grandes perturbations dans les valeurs de l'acidité du suc foliaire ; il en sera de même pour *Arbutus Andrachne*.

Chez *Arbutus Unedo*, l'acidité libre augmente régulièrement, mais très peu, du mois de novembre au mois d'avril ; en mai, par contre, on assiste à une hausse brusque suivie d'une légère diminution en juin.

La marche des variations de l'acidité suit, chez *Arbutus Andrachne*, celle d'*Arbutus Unedo*, malgré l'époque de floraison différente chez les deux espèces.

Nous voyons donc que les espèces étudiées présentent toutes un maximum d'acidité en mai, au moment de la plus forte activité cellulaire, et ce maximum coïncide avec l'apparition des jeunes feuilles. Ce point paraît bien être définitivement acquis, en dépit de la cause d'erreur que nous avons signalée, due à la présence possible d'hydroquinone dans le suc de tissus : nous verrons, en effet, que pour les quatre espèces le pH atteint également sa valeur maxima à cette époque.

L'augmentation de l'acidité libre dans le suc de tissus, en hiver et au début du printemps, paraît assez logique.

Nous avons constaté, en effet, à cette époque, dans les feuilles de nos végétaux, une diminution des substances minérales résultant de l'abaissement de l'intensité de la transpiration. Or, on sait depuis les recherches de MOLLIARD (1922) « qu'une inanition partielle en certains éléments nécessaires au développement normal des plantes supérieures amène, chez celles-ci, comme chez les champignons, des perturbations dans le phénomène respiratoire, se traduisant par une combustion incomplète ».

Variations stationnelles. — Si nous examinons maintenant les variations de l'acidité libre avec la station (tableau 27), nous constatons, en général, comme pour les autres constituants cellulaires déjà étudiés, des résultats plus élevés « aux Pommettes » et à Montarnaud qu'à Mezouls ou Fontfroide. Toutefois l'écart est ici beaucoup plus faible que pour les glucides ou les substances minérales et même pour *Arbutus Andrachne*, c'est à

Tableau 27

Variations stationnelles de l'acidité libre et demi-combinée des surs d'Ericacées.

LIEUX DES PRÉLÈVEMENTS	DATES DES PRÉLÈVEMENTS	ERICA MULTIFLORA		ARBUTUS UNEDO		ARBUTUS ANDRACHNE	
		cc. KOH n/50 pour 100 cc. suc.	Nombre de gr. d'ac. acét. pour 100 cc. suc.	cc. KOH n/50 pour 100 cc. suc.	Nombre de gr. d'ac. acét. pour 100 cc. suc.	cc. KOH n/50 pour 100 cc. suc.	Nombre de gr. d'ac. acét. pour 100 cc. suc.
Fontfroide ou Mezouls	28 novembre 1934	790 cc.	0 94 gr.	610 cc.	0 73 gr.	640 cc.	0 76 gr.
Campagne « Les Pommettes »	»	800	0 96	630	0 75	630	0 76
Fontfroide ou Mezouls	30 avril 1935	680	0 81	780	0 93	800	0 96
Campagne « Les Pommettes »	»	705	0 84	810	0 97	750	0 90
Fontfroide ou Mezouls	2 juin 1935	870	1 04	1260	1 51	1140	1 36
Montarnaud	»	880	1 05	1360	1 63		

Mezouls que la teneur du suc en acides est la plus élevée. Il en est d'ailleurs de même pour *Arbutus Unedo* lors du prélèvement du 30 avril 1933, lorsqu'on rapporte les acides au poids de la substance sèche.

Les différences de microclimat, sur lesquelles nous avons déjà longuement insisté, entre les stations, nous permettent là encore d'expliquer cette particularité ; car n'oublions pas que si la lumière favorise la formation des sucres, elle entrave au contraire celle des acides (ASTRUC 1903).

Il paraît donc normal, malgré une richesse en glucides foliaires d'ordinaire élevée, dans les échantillons récoltés aux « Pommettes » ou à Montarnaud, que la quantité d'acides libres ne soit que légèrement supérieure ou même plus faible dans ces mêmes stations.

En vue de poursuivre nos recherches sur les causes des variations de la pression osmotique, nous avons déterminé là encore, aux mêmes dates et aux mêmes lieux que pour les autres substances déjà étudiées, l'acidité du suc foliaire des Ericacées languedociennes. De plus les résultats sont ici rapportés non pas simplement à 100 cc., mais à 100 grammes de substance sèche. Ils nous montrent que, par rapport à la substance sèche, *Erica arborea* et *Erica scoparia* sont les deux Ericacées les plus riches en acides ; ce point nous sera confirmé ultérieurement par l'étude du pH.

..

En résumé, au cours de cette étude des variations de l'acidité dans les sucs de tissus, *Erica multiflora* s'est distingué une fois de plus des autres Ericacées par l'allure plus régulière de la marche saisonnière de ses variations.

En effet, si *Erica arborea* se rapproche par les valeurs de son acidité d'*Erica multiflora*, les oscillations en sont un peu plus grandes au cours de l'année.

Chez *Arbutus Unedo* et chez *Arbutus Andrachne* les valeurs et la marche des variations de l'acidité dans les sucs de tissus sont comparables.

Chez toutes ces espèces, l'acidité s'élève en hiver, mais c'est au mois de mai qu'elle atteint son maximum.

Avec l'étude des variations stationnelles, nous retrouvons là encore un exemple de l'influence de la station : en raison des différences d'intensité lumineuse, l'acidité des sucres de tissus est en général plus élevée dans le bois de Mezouls que dans les autres stations plus ensoleillées.

SUBSTANCES AZOTÉES

Les protides constituent l'élément fondamental de toute matière vivante, aussi leur métabolisme a-t-il depuis longtemps retenu l'attention des chercheurs. Parmi les physiologistes français qui ont étudié ces substances chez les végétaux, nous citerons plus spécialement ANDRÉ (1900-1906-1909-1914), LECLERC DU SABLON (1904) et surtout R. COMBES et ses élèves qui ont ces dernières années bien éclairci le problème.

Nous ne pouvions, certes, négliger l'étude des substances azotées chez les Ericacées languedociennes, cependant il faut bien reconnaître que si l'influence de l'azote soluble sur la pression osmotique est indiscutable, celle des protéides peut paraître de prime abord assez faible.

Nos recherches ont porté principalement sur les feuilles (organe entier), mais aussi sur le suc foliaire extrait selon la méthode de WALTER.

I. — ETUDE DES FEUILLES (*organes entiers*)

Technique. — Nous nous sommes servi, pour le dosage de l'azote dans les feuilles des Ericacées languedociennes, de la technique si précise couramment employée dans le laboratoire de M. le professeur COMBES ; nous le remercions d'avoir bien voulu nous initier à la pratique de cette méthode.

Doser l'azote dans un végétal consiste à doser :

1° Azote protéique : P. ;

2° Azote soluble : S.

Les prélèvements étant effectués et la poudre de feuilles préparée selon le procédé déjà décrit à propos des substances minérales, l'azote protéique est séparé de l'azote soluble par l'action à froid de 20 à 30 cc d'acide trichloracétique à 10 o/o.

Laisser en contact pendant une heure en triturant de temps en temps.

Filtrer, en employant le vide si la filtration est trop lente.

Rincer par deux fois le mortier et son pilon avec 10 cc. d'acide trichloracétique qu'on verse sur le filtre après chaque fois une demi heure de contact.

Dans ces conditions, l'azote soluble est dissous et entraîné par la solution acide ; l'azote protéique reste dans les tissus sur le filtre.

Entraîner le contenu du filtre dans un matras de KJELDHAL par un jet d'eau distillée.

Bien laver le filtre.

Recevoir la solution trichloracétique qui a filtré et qui contient l'azote soluble dans un autre matras de KJELDHAL.

L'azote soluble a été dosé par la méthode de KJELDHAL modifiée par JOLDBAUER, l'azote protéique par la méthode de KJELDHAL.

Résultats. — Nos résultats sont exprimés en grammes d'azote protéique, d'azote soluble et d'azote total contenus dans 100 grammes de substance fraîche et dans 100 grammes de substance sèche. Nous avons de plus, calculé le rapport de l'azote protéique à l'azote soluble.

Les dosages ayant été faits sur des prélèvements de 5 grammes et les résultats, appréciables à un demi-dixième de centimètre cube, rapportés à 100 grammes, le calcul d'erreur nous montre que nous ne devons pas dépasser la deuxième décimale comme degré d'approximation.

D'une façon générale, chez tous les végétaux que nous avons étudiés, les feuilles présentent une teneur en azote soluble, en moyenne 8 à 10 fois plus faible que celle en azote protéique.

Les fluctuations de l'azote soluble étant d'autre part très réduites, les variations de l'azote total suivront en général celles de l'azote protéique.

Tableau 28

Variations saisonnières des substances azotées dans les feuilles de :

ERICA MULTIFLORA L.

Lieu des prélèvements : Fontfroide

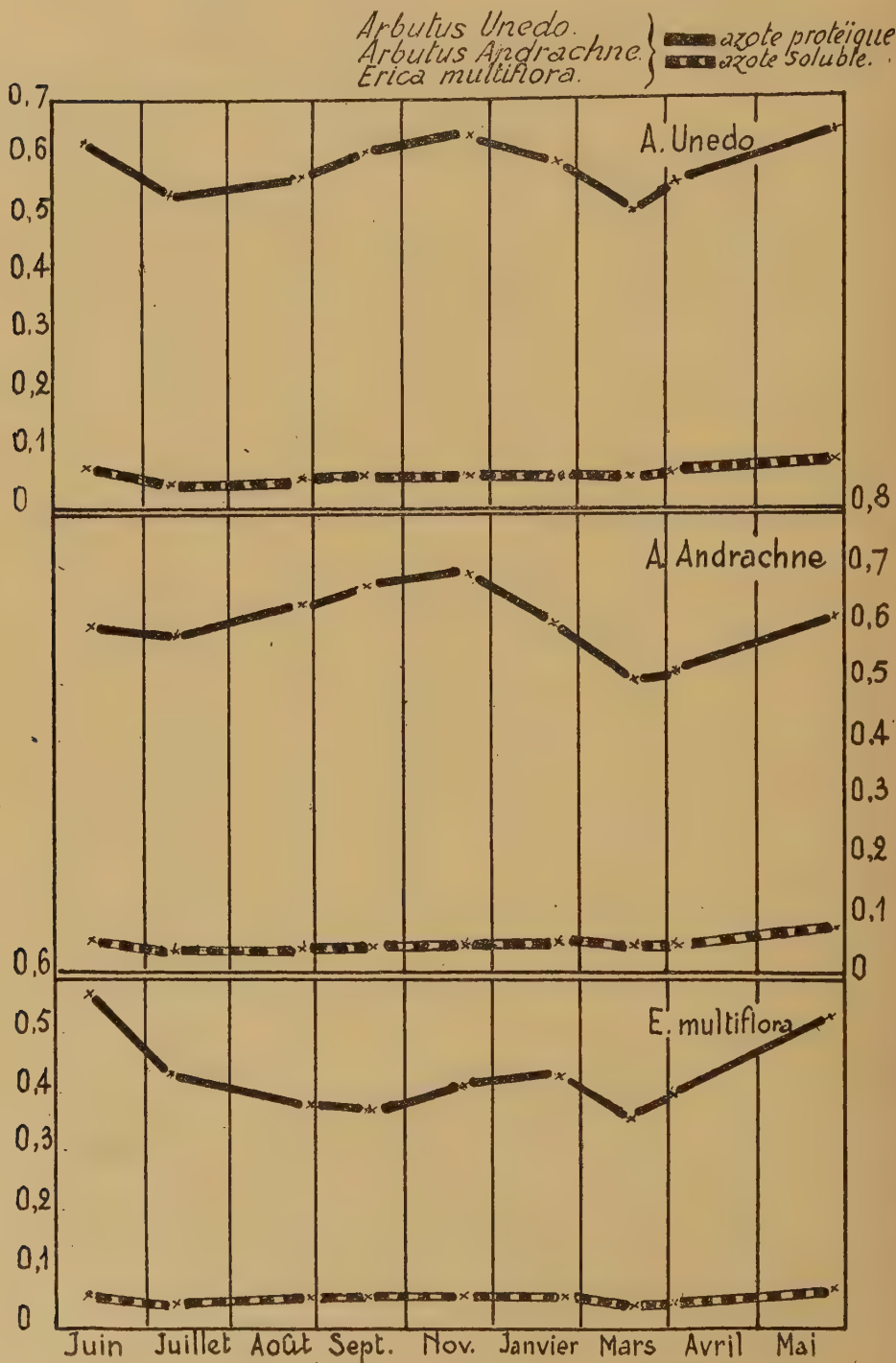
DATES DES PRÉLÈVEMENTS	QUANTITÉS de subst. sèche contenues dans 100 gr. de feuilles	Azote pour 100 gr. de substance fraîche			Azote pour 100 gr. de substance sèche			RAPPORT de l'azote protéique à l'azote soluble
		prot.	sol.	total	prot.	sol.	total	
	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
11 juin 1934 . . .	55.5	0.580	0.055	0.635	1.05	0.100	1.150	10.5
9 juillet.	55	0.430	0.040	0.470	0.780	0.070	0.850	11.1
28 août	56	0.380	0.050	0.430	0.670	0.090	0.760	7.44
17 septembre. . .	58	0.370	0.055	0.425	0.640	0.095	0.735	6.73
20 novembre . . .	56	0.410	0.055	0.465	0.730	0.095	0.825	7.68
23 janvier 1935 . .	57	0.430	0.060	0.490	0.750	0.100	0.855	7.50
18 mars	56.5	0.360	0.045	0.405	0.630	0.080	0.710	7.87
1 avril.	59	0.400	0.060	0.460	0.670	0.100	0.770	6.70
27 mai	55.5	0.530	0.065	0.595	0.950	0.115	1.065	8.26
21 juin	56.5	0.500	0.055	0.555	0.880	0.095	0.975	9.26

Enfin, bien que les protides soient à la base de la matière vivante, il n'y a pas toujours concordance entre le pourcentage d'azote trouvé et celui de la substance sèche, en raison des variations des autres constituants cellulaires (glucides, matières minérales, etc...).

Dans les feuilles d'*Erica multiflora*, la quantité de substances azotées est plus faible que chez toutes les autres Ericacées ; la

Graphique n° 13

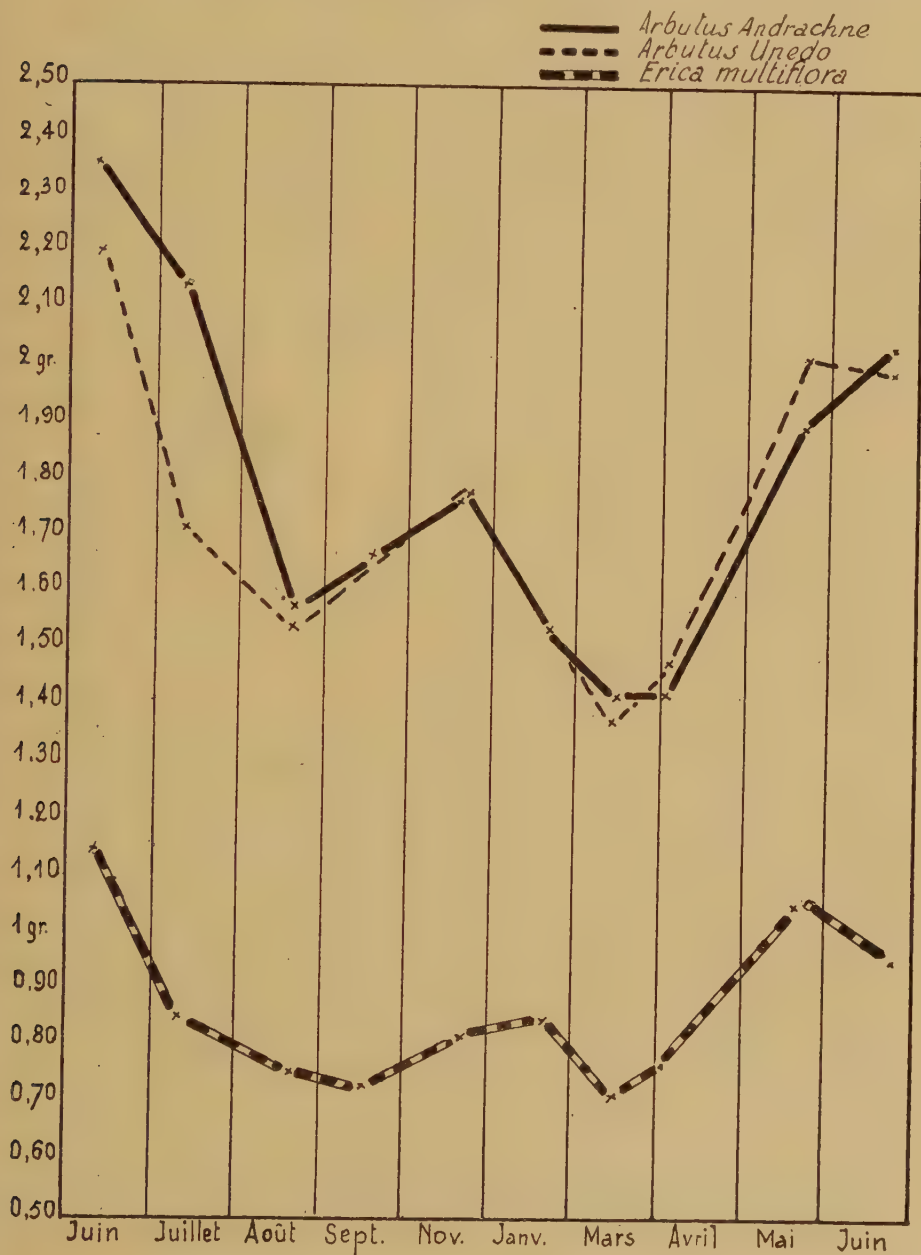
Courbes des variations saisonnières des substances azotées dans les feuilles de : *Arbutus Unedo* L., *Arbutus Andrachne* L., *Erica multiflora* L.



Résultats exprimés en grammes d'azote contenus dans 100 gr. de substance fraîche,

Graphique n° 14

Courbes des variations saisonnières de la teneur en azote total des feuilles : *Arbutus Unedo* L., *Arbutus Andrachne* L., *Erica multiflora* L.



Résultats exprimés en grammes d'azote contenus dans 100 gr. de substance sèche.

marche des variations saisonnières de l'azote protéique et soluble est également plus uniforme (tableau 28).

Pour cette espèce, l'azote protéique, qu'on le rapporte au poids de la substance fraîche ou à celui de la substance sèche (Graph. 13) diminue constamment pendant l'été, du mois de juin au mois de septembre ; il se relève en novembre et en janvier ; puis l'on constate une nouvelle baisse au cours de laquelle le minimum est atteint le 18 mars. La quantité d'azote est un peu plus importante en avril, passe par un maximum au mois de mai et diminue en juin.

C'est également en mai que l'azote soluble atteint son maximum, puis il diminue en juin et surtout en juillet pour se relever au mois d'août, et augmenter ensuite graduellement jusqu'au mois de janvier.

Au printemps, en mars, on constate une diminution importante de l'azote soluble, suivie d'une nouvelle augmentation en avril et surtout en mai.

Les fluctuations de la substance sèche, très faibles chez *Erica multiflora*, ne modifient nullement la marche que nous venons de décrire.

Quant à l'azote total, l'allure de sa courbe suit constamment celle de l'azote protéique (Graph. 14).

Pour interpréter ces résultats, nous insisterons à nouveau sur le fait qu'au mois de mai nos prélèvements étaient constitués en majorité par des feuilles jeunes ; la teneur en azote protéique et soluble que nous constatons à ce moment est donc normale ; les recherches de COMBES ont en effet démontré, chez les plantes ligneuses comme chez les plantes herbacées, que les jeunes feuilles étaient très riches en substances azotées.

L'azote protéique diminue constamment jusqu'en septembre, tandis que l'azote soluble, après être passé par un minimum en juillet, augmente sensiblement en août et septembre ; en septembre le rapport $\frac{\text{Az. protéique}}{\text{Az. soluble}}$ descend à 6,73. Il y a donc eu à cette époque dans les feuilles d'*Erica multiflora* une protéolyse importante, très probablement en rapport avec la floraison ;

nos résultats peuvent être rapprochés de ceux obtenus récemment par M^{lle} MOREAU (1935), chez une plante herbacée.

Nous constatons d'ailleurs que, la floraison achevée, le pourcentage d'azote protéique et celui de l'azote soluble se relèvent légèrement tout en restant inférieurs à ceux des mois de juin et juillet.

A la fin de l'hiver (mars), l'ensemble des substances azotées passe par un minimum. Cet abaissement de la teneur en azote correspond peut-être à la chute brusque constatée par COMBES aussitôt après la reprise de la végétation, mais ce phénomène serait ici plus précoce, ce qui s'expliquerait par la douceur de l'hiver dans la région languedocienne.

Il est vrai que l'on peut invoquer aussi une migration des substances azotées dans la tige, migration rendue nécessaire par la préparation de nouvelles pousses.

Les courbes inscrites sur le graphique 13 nous montrent que l'azote protéique suit approximativement, dans ses variations, la même marche chez *Arbutus Unedo* et chez *Arbutus Andrachne*; par contre l'allure de ces deux courbes diffère sensiblement de l'allure de la courbe d'*Erica multiflora*.

Chez *Arbutus Unedo* (tableau 29), l'azote protéique diminue jusqu'en juillet, et même jusqu'en août, lorsqu'on rapporte la quantité d'azote au poids de la substance sèche.

En septembre, malgré la floraison de cette espèce au début d'octobre, le taux d'azote protéique ne s'abaisse pas; il se relève même légèrement. Il est vrai, et nous l'avons déjà fait remarquer, que le nombre des fleurs est beaucoup plus faible que chez *Erica multiflora*. Cette hausse se continuera jusqu'en novembre.

En hiver, par contre, la teneur des feuilles en substances protéiques diminue et le minimum est atteint à nouveau en mars.

La marche de la courbe suivra ensuite celle d'*Erica multiflora* et nous retrouverons au mois de mai, une forte proportion de substances azotées coïncidant avec la présence de nombreuses feuilles jeunes dans l'échantillon prélevé à cette époque.

L'azote soluble varie presque dans le même sens que l'azote

protéique. Toutefois les fluctuations sont ici beaucoup plus faibles. Le maximum est encore atteint en mai ; il est précédé au mois de mars par un effondrement de l'azote soluble dont la quantité est cependant supérieure, à cette époque, à celle du mois d'août.

Le rapport de l'azote protéique à l'azote soluble atteint son maximum au mois de juillet ; c'est donc l'époque où la protéogénèse est la plus active. Pendant tout l'été et même en automne,

Tableau 29

Variations saisonnières des substances azotées dans les feuilles de :

ARBUTUS UNEDO L.

Lieu des prélèvements : Mezouls

DATES DES PRÉLÈVEMENTS	QUANTITÉS de subst. sèche contenues dans 100 g. de feuilles	AZOTE pour 100 gr. de substance fraîche			AZOTE pour 100 gr. de substance sèche			Rapport de l'azote protéique à l'azote soluble
		prot.	sol.	total	prot.	sol.	total	
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
12 juin 1934	30	0.620	0.065	0.685	2.05	0.210	2.215	9.76
10 juillet	33	0.530	0.040	0.570	1.600	0.120	1.720	13.33
26 août	39	0.560	0.045	0.605	1.430	0.110	1.540	13.00
18 septembre	40	0.610	0.055	0.665	1.520	0.135	1.655	11.25
21 novembre ...	39	0.640	0.055	0.695	1.640	0.140	1.780	11.71
22 janvier 1935 ..	42	0.590	0.060	0.650	1.400	0.140	1.540	10
19 mars	40	0.500	0.050	0.550	1.250	0.125	1.375	10
2 avril	41	0.550	0.060	0.610	1.340	0.145	1.485	9.24
28 mai	35	0.640	0.075	0.715	1.820	0.215	2.035	8.46
22 juin	33	0.600	0.065	0.665	1.810	0.195	2.005	9.33

la valeur de ce rapport reste élevée et supérieure à celle de l'hiver et du printemps.

Nous ne développerons pas les variations des substances azotées chez *Arbutus Andrachne*, les fluctuations, étant pour cette espèce du même sens que celles d'*Arbutus Unedo* (tableau 30). Cependant, nous ferons remarquer, qu'en raison des oscillations plus importantes de l'azote soluble, les variations de l'azote total

Tableau 30

Variations saisonnières des substances azotées dans les feuilles de :

ARBUTUS ANDRACHNE L.

Lieu des prélèvements : Mezouls

DATES DES PRÉLÈVEMENTS	QUANTITÉS de subst. sèche contenues dans 100 gr. de feuilles	AZOTE pour 100 gr. de substance fraîche			AZOTE pour 100 gr. de subst. sèche			Rapport de l'azote protéique à l'azote soluble
		prot.	sol.	total	prot.	sol.	total	
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
12 juin 1934	28	0.600	0.060	0.660	2.140	0.210	2.350	10.18
10 juillet	29	0.580	0.045	0.625	2.00	0.150	2.150	13.33
26 août	43	0.635	0.045	0.680	1.470	0.105	1.575	14
18 septembre ..	43	0.670	0.050	0.720	1.550	0.115	1.665	13.47
21 novembre	42	0.690	0.055	0.745	1.640	0.130	1.770	12.61
22 janvier 1935 .	43	0.610	0.060	0.670	1.400	0.140	1.540	10
19 mars	40	0.520	0.050	0.570	1.340	0.125	1.425	10.40
2 avril	41	0.530	0.055	0.585	1.290	0.135	1.425	9.55
28 mai	36	0.615	0.075	0.790	1.700	0.205	1.905	8.28
22 juin	30	0.560	0.060	0.620	1.860	0.200	2.030	9.30

ne suivent pas ici d'une façon constante celles de l'azote protéique.

De plus le rapport $\frac{P}{S}$ atteint chez cette espèce son maximum en août et non plus en juillet ; enfin sa valeur est un peu plus élevée en mars qu'en janvier.

Chez les deux Arbousiers étudiés, la quantité d'azote contenue dans les feuilles est supérieure à la quantité d'azote contenue dans les trois autres Ericacées languedociennes.

Chez *Erica arborea* et *Erica scoparia* (tableau 31), les feuilles présentent des teneurs en substances azotées très voisines : elles sont un peu plus pauvres que les feuilles d'*Arbutus Unedo* et d'*Arbutus Andrachne*, mais nettement plus riches que celles d'*Erica multiflora*.

Tableau 31

Variations printanières des substances azotées dans les feuilles de :

ERICA ARBOREA L. et ERICA SCOPARIA L.

Lieu des prélèvements : Mezouls

NOMS DES ESPÈCES	DATES des prélèvements	QUANTITÉS de subst. sèche par 100 gr. f. utile.	Azote pour 100 gr. de substance fraîche			Azote pour 100 gr. de substance sèche			RAPPORT de l'azote protéique à l'azote soluble
			prot.	sol.	total	prot.	sol.	total	
			gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
Erica arborea....	2 avril 1935	37	0 470	0 050	0 520	1.270	0.140	1 310	9 07
"	28 mai 1935	37	0 500	0.050	0 550	1.40	0.140	1 540	10
"	22 juin 1935	32	0 530	0.050	0.580	1 655	0 155	1.810	10.74
Erica scoparia ..	2 avril 1935	37	0.460	0 050	0 510	1 240	0.140	1 380	8 88
"	28 mai 1935	33	0.510	0.060	0 570	1 545	0.180	1 725	8 58
"	22 juin 1935	30	0.490	0 050	0 540	1.630	0 165	1.795	9.87

La teneur maxima en azote protéique est atteinte en mai pour *Erica scoparia* et en juin pour *Erica arborea* si l'azote est rapporté au poids de la substance fraîche, et, pour les deux espèces, en juin, lorsque l'azote est rapporté au poids de la substance sèche.

Le départ de la végétation paraît donc être un peu plus tardif chez ces deux végétaux, étudiés dans un sous-bois, que chez les autres Ericacées. Il est probable en effet que les échantillons prélevés en juin étaient les plus riches en feuilles jeunes.

La quantité d'azote soluble est maximale en mai chez *Erica scoparia*, elle l'est en juin chez *Erica arborea*.

Ainsi donc, l'étude des variations saisonnières des substances azotées nous permet de distinguer à nouveau, trois modalités dans le comportement physiologique des Ericacées languedociennes :

1. *Erica multiflora*, caractérisé par la pauvreté des feuilles en azote et par une courbe saisonnière des variations des substances azotées différente de celles des autres Ericacées.

2. le groupe *Arbutus Unedo* — *Arbutus Andrachne*, caractérisé par une teneur des feuilles en azote très élevée.

3. le groupe *Erica arborea* — *Erica scoparia*, intermédiaire entre les deux groupes précédents, mais beaucoup plus près des Arbousiers que d'*Erica multiflora* par la quantité de substances azotées contenues dans les feuilles.

Variations stationnelles. — Continuant la gamme de nos expériences, nous avons étudié, chez quelques-unes des Ericacées languedociennes, les variations des substances azotées avec la station (tableau 32).

Nous voyons que le 20 août 1934, le taux en azote protéique, surtout si on l'exprime par rapport au poids de la substance sèche, est nettement plus élevé, pour *Arbutus Unedo* et *Arbutus Andrachne*, dans les échantillons récoltés aux « Pommettes » que dans les échantillons récoltés à Mezouls.

Pour *Erica multiflora* si la quantité d'azote protéique conte-

Tableau 32

Variations stationnelles des substances azotées contenues dans les feuilles.

NOMS DES ESPÈCES	DATES des prélèvements	LIEUX des prélèvements	QUANTITÉS de subst. sèche par 100 g. feuilles	AZOTE POUR 100 GR. de substance fraîche			AZOTE POUR 100 GR. de substance sèche			RAPPORT de l'azote protégé à l'azote soluble
				prot.	sol.	total	prot.	sol.	total	
Arbutus	20 août 1934	Mezouls	gr. 40	gr. 0.550	gr. 0.040	gr. 0.590	gr. 1.370	gr. 0.100	gr. 1.470	13.70
Unedo	»	Camp. Les Pommettes	42	0.600	0.050	0.650	1.420	0.120	1.540	11.83
Arbutus	»	Mezouls	43	0.650	0.045	0.690	1.510	0.105	1.615	14.38
Andrachne	»	Camp. Les Pommettes	43	0.690	0.050	0.740	1.605	0.115	1.715	13.95
Erica	»	Fontfroide	55	0.370	0.050	0.420	0.670	0.090	0.760	7.44
multiflora	»	Camp. Les Pommettes	58	0.380	0.055	0.435	0.655	0.095	0.750	6.89
Arbutus	2 juin 1935	Mezouls	36	0.630	0.075	0.705	1.750	0.210	1.960	8.33
Unedo	»	Montarnaud	40	0.720	0.070	0.790	1.800	0.175	1.975	10.28
Erica	»	Fontfroide	55	0.540	0.060	0.600	0.980	0.110	1.090	8.50
multiflora	»	Montarnaud	58	0.580	0.065	0.645	1.00	0.110	1.110	9.09
Arbutus Andrachne	»	Mezouls	36	0.610	0.075	0.685	1.695	0.210	1.905	8.07

nue dans 100 gr. de substance fraîche est encore légèrement supérieure dans les échantillons des « Pommettes », elle devient plus faible lorsqu'elle est calculée par rapport au poids de la substance sèche.

Quant à l'azote soluble qu'on le rapporte au poids de la substance fraîche ou à celui de la substance sèche, c'est toujours dans les échantillons récoltés aux « Pommettes » qu'il est le plus élevé.

L'interprétation de ces résultats est facile si on se rappelle les différences de conditions microclimatiques que nous avons indiquées entre les deux stations. L'intensité de la lumière est beaucoup plus importante aux « Pommettes » qu'à Mezouls, et à peu près comparable entre les « Pommettes » et Fontfroide. Or les recherches de COMBES et de ses élèves, en particulier celles de M^{lle} MOREAU (1933), ont montré que « les plantes élaborent d'autant plus de substances protéiques — et de substances azotées solubles — que l'éclairement est plus intense ».

Nous vérifions également que de plus grandes oscillations du facteur photique entraînent des variations plus grandes dans la teneur des feuilles de nos Ericacées languedociennes en substances azotées.

Toutefois nous ferons remarquer que c'est toujours dans le parc des « Pommettes » que le rapport $\frac{P}{S}$ présente les valeurs les plus faibles, ce qui semblerait indiquer que c'est dans l'habitat normal, dans l'association naturelle, que la protéogénèse est la plus intense.

Le 2 juin 1933, le taux des feuilles en azote protéique est également plus élevé dans les échantillons d'*Arbutus Unedo* récoltés à Montarnaud que dans ceux récoltés à Mezouls, et ceci quelle que soit la nature de la substance — fraîche ou sèche — à laquelle est rapportée la quantité d'azote.

L'azote soluble est un peu plus faible dans les échantillons de Montarnaud, et les variations en sens inverse de ces deux facteurs contribueront à augmenter la valeur du rapport $\frac{P}{S}$.

N'oublions pas que dans le cas présent, *Arbutus Unedo* est

étudié chaque fois dans son association naturelle, mais que les valeurs des facteurs microclimatiques, en raison de la disparition des futaies, sont plus élevées à Montarnaud qu'à Mezouls.

La différence est par contre beaucoup moins grande entre Montarnaud et Fontfroide ; les variations des substances azotées — protéiques et solubles — seront également plus faibles pour *Erica multiflora*, surtout si on les rapporte au poids de la substance sèche.

Variations spécifiques. — Dans cette étude des variations spécifiques, nous avons, dans un but de comparaison et comme nous l'avons fait pour les matières minérales, dosé les substances azotées, non seulement chez les Ericacées de la région languedocienne, mais encore dans d'autres végétaux tels *Pinus halepensis* et *Laurus nobilis* récoltés au même moment et dans la même station.

Lors des prélèvements effectués le 2 juin 1935 à Montarnaud, ce sont les feuilles d'*Arbutus Unedo* qui se sont révélées les plus riches en azote (tableau 33).

Erica multiflora semble se rapprocher davantage par la teneur de ses feuilles en substances azotées, de *Calluna vulgaris* que d'*Erica cinerea*, mais lorsqu'on rapporte la quantité d'azote au poids de la substance sèche, on voit que *Calluna vulgaris* est plus riche que les deux espèces du genre *Erica*.

C'est chez *Erica multiflora* que le rapport $\frac{P}{S}$ a la valeur la plus faible.

Le 22 juin 1935, à Mezouls, les trois espèces à feuilles lauriformes (*Laurus nobilis*, *Arbutus Unedo* et *Arbutus Andrachne*) se sont révélées les plus riches en substances azotées. Toutefois chez *Laurus nobilis* c'est surtout la quantité d'azote soluble qui a augmenté, si bien que le rapport $\frac{P}{S}$ a une valeur très faible.

Les feuilles d'*Erica arborea* et d'*Erica scoparia* possèdent approximativement la même teneur en azote.

Quant à *Pinus halepensis*, ses feuilles sont très pauvres en substances azotées ; toutefois le rapport de l'azote protéique à

Tableau 33

Variations spécifiques des substances azotées contenues dans les feuilles.

NOMS DES ESPÈCES	DATES des prélèvements	LIEUX des prélèvements	QUANTITÉS de subst. sèche par 100 g. feuilles	AZOTE POUR 100 GR. de substance fraîche			AZOTE POUR 100 GR. de substance sèche			RAPPORT de l'azote protéique à l'azote soluble
				prot.	sol.	total	prot.	sol.	total	
Arbutus Unedo	2 juin 1935	Montarnaud	40	0.720	0.070	0.790	1.800	0.175	1.975	10.28
Erica multiflora	"	"	58	0.580	0.065	0.645	1.00	0.110	1.110	9.09
Erica cinerea	"	"	48	0.500	0.050	0.550	1.050	0.100	1.150	10.50
Calluna vulgaris	"	"	42	0.600	0.050	0.650	1.430	0.120	1.550	11.91
Arbutus Unedo	22 juin 1935	Mezouls	33	0.600	0.065	0.665	1.810	0.195	2.005	9.33
Arbutus Andrachne	"	"	30	0.560	0.060	0.620	1.860	0.200	2.060	9.30
Laurus nobilis	"	"	48	0.800	0.120	0.920	1.665	0.250	1.915	6.66
Pinus halepensis	"	"	35	0.390	0.050	0.440	1.110	0.140	1.250	7.92
Erica arborea	"	"	32	0.530	0.050	0.580	1.655	0.155	1.810	10.74
Erica scoparia	"	"	30	0.490	0.050	0.540	1.630	0.165	1.795	9.87

l'azote soluble, bien que faible, a une valeur supérieure à celle de *Laurus nobilis*.

II. — ETUDE DU SUC DE TISSUS

Pour compléter notre série de recherches sur les rapports existant entre les variations des constituants cellulaires et celles de la pression osmotique, nous avons dosé les substances azotées directement sur le suc de tissus par la méthode de KJELDAHL modifiée par JOLDBAUER.

La quantité d'azote trouvée correspond à la totalité de l'azote soluble et à des traces infimes d'azote protéique, ainsi que nous avons pu le vérifier par séparation des deux catégories d'azote au moyen de l'acide trichloracétique à 20 o/o.

La faible quantité d'azote protéique contenue dans le suc trouve son explication dans la technique de la méthode de WALTER. Il y a eu en effet, au moment de la stabilisation du végétal, coagulation par la chaleur des matières albuminoïdes ; nos recherches confirment sur ce point les résultats obtenus par STEINER (1933).

L'interprétation de ces expériences sera faite, simultanément à celles portant sur les autres constituants cellulaires, lors de l'étude de la pression osmotique.

..

En résumé l'étude des variations saisonnières des substances azotées contenues dans les feuilles, nous a permis, une fois de plus, de retrouver les trois modalités précédemment constatées dans le comportement physiologique des Ericacées languedociennes.

De plus l'étude des variations stationnelles, nous confirme toute l'importance de la lumière dans la formation des substances azotées et semble bien indiquer qu'à conditions égales d'éclairement c'est dans l'association naturelle que la protéogénèse est la plus intense.

ÉTUDE DU pH DES SUCS DE TISSUS

Technique. — Nous avons déterminé le pH des suc de tissus par la méthode électrique au moyen d'un ionomètre à électrodes de quinhydrone et de calomel (1).

L'appareil utilisé au laboratoire de la S. I. G. M. A., et dont nous nous sommes servi, permet d'opérer sur 3 à 4 cc. de suc foliaire.

Résultats. — Nos recherches nous montrent que chez les Ericacées languedociennes, les variations du pH dans les suc de tissus ne suivent pas toujours celles de la teneur en acides libres. D'autre part, le suc de tissus de chaque espèce paraît avoir ici un pH dont la valeur et le comportement au cours de l'année sont particuliers. Nous sommes donc en accord avec CONSTANTINESCU (1933) qui déduit de son étude sur les céréales que « les variations du pH semblent être spécifiques ».

Nous voyons en effet (tableau 34) que, chez *Erica multiflora*, le pH, qui est de 5,21 au mois de novembre, augmente de valeur en janvier, mars et avril : la concentration en ions H a donc diminué pendant cette période. Puis le pH s'abaissera en mai pour remonter légèrement en juin.

Le suc d'*Erica arborea* a un pH nettement plus acide (4,72 en avril) que le suc d'*Erica multiflora* (4,64 à la même époque). Chez *Erica arborea*, le pH diminue également d'une façon assez sensible en mai puisqu'il passe de 4,72 à 4.2.

Cependant *Arbutus Unedo*, comme *Erica multiflora*, voit son pH augmenter constamment et se rapprocher de la neutralité, du mois de novembre au mois d'avril ; ces deux espèces sont également très voisines par la concentration en ions H de leur suc. En mai, on constate une chute importante de la valeur du pH, qui tombe de 6,56 à 4,87.

(1) Nous avons dû renoncer en effet aux méthodes colorimétriques et en particulier à l'usage de la gamme de CLARK et LOEBS, les suc extraits des feuilles des Ericacées se combinant avec les colorants.

Tableau 34

Variations du pH des suc d'Ericacées à 18°

NOMS DES ESPÈCES	20 nov.	23 janvier	1 ^{er} mars	1 ^{er} avril	28 mai	22 juin
<i>Erica multiflora</i>	5.21	5.53	5.60	5.64	5.55	6.01
<i>Erica arborea</i>				4.72	4.2	4.61
<i>Arbutus Unedo</i>	5.88	6.1	6.61	6.56	4.87	5.2
<i>Arbutus Andrachne</i>	6.08	6.90	6.80	6.95	5.7	6.3

Par contre le suc d'*Arbutus Andrachne* est remarquable par les valeurs élevées de son pH , voisin par moments de la neutralité, alors que, nous l'avons vu, son acidité libre est assez forte. Dans le suc foliaire de cette espèce, le pH est plus élevé en janvier qu'en novembre. En mars, on assiste à une légère diminution suivie d'une nouvelle augmentation en avril. En mai le pH s'abaisse et nous avons, à ce moment, chez cette espèce, comme chez toutes les autres, une concentration assez forte en ions H du suc de tissus.

Ces recherches semblent bien nous montrer également que le froid n'est pas assez important dans notre région pour modifier, d'une façon sensible, les valeurs du pH chez les végétaux étudiés.

PRESSION OSMOTIQUE

Par cette étude, et à la lumière des données précédentes, nous nous sommes efforcé d'analyser les causes des variations saisonnières et journalières de la pression osmotique chez les végétaux étudiés.

Choix d'une méthode. — Si l'on excepte la méthode plasmolytique de DE VRIES, rarement utilisée de nos jours, la détermi-

nation de la pression osmotique du contenu cellulaire s'effectue généralement en deux temps :

- a) Extraction du suc.
- b) Mesure de la pression osmotique.

Le suc une fois préparé, la méthode cryoscopique, utilisée depuis longtemps, mais reprise et améliorée d'abord par les physiologistes américains, ensuite par WALTER, convient parfaitement pour les recherches biologiques sur la pression osmotique.

La principale difficulté est d'extraire le suc des tissus.

M^{me} MONNIER-DUMONT (1933), après un historique et une étude critique des différents procédés d'extraction des sucres végétaux, arrive à des conclusions voisines de celles de WALTER (1931).

« Parmi les différents procédés d'extraction du suc cellulaire, nous dit-elle, deux ont retenu notre attention : la pression après refroidissement de l'organe, et l'action de l'eau bouillante. Par ces deux méthodes, toutes les cellules sont lésées et tous les éléments vitaux tués presque instantanément. Le protoplasma mort cesse d'agir, sous l'action d'une pression, comme un ultra-filtre, et les corps dissous dans les liquides cellulaires exsudent en même temps que le solvant. Ces traitements énergiques arrêtent, d'autre part, l'action des diastases, ferments solubles et bactéries, et les liquides cellulaires ainsi obtenus conservent leur composition et leur concentration ».

Le procédé par refroidissement dans l'air liquide, bien que donnant d'excellents résultats, n'est cependant guère utilisé car son emploi est difficile.

Reste le procédé qui consiste à tuer le protoplasme par la chaleur ; WALTER et M^{me} MONNIER-DUMONT préconisent deux méthodes différentes que nous allons examiner successivement.

METHODE WALTER

Le principe en est le suivant : l'organe végétal, dont on veut déterminer la pression osmotique, est « stabilisé » en le maintenant pendant vingt minutes à la température de 100°. On le soumet ensuite à l'action d'une presse et on détermine l'abaissement cryoscopique du suc ainsi obtenu.

Matériel et principe. — Les feuilles, récoltées en bon état, sont placées dans un tube de verre cylindrique, lui-même introduit dans une boîte en aluminium fermant hermétiquement. Le tout est porté pendant vingt minutes au bain-marie bouillant, et abandonné jusqu'à refroidissement complet.

Le suc est alors extrait au moyen d'une presse qui répond à la description suivante (Pl. VIII).

Presse pour l'extraction des sucs de tissus. — La presse destinée à extraire le suc pour la détermination du point cryoscopique, est constituée par un étau parallèle, entre les mâchoires duquel vient se placer un cylindre de bronze, ouvert à une de ses extrémités ; le diamètre extérieur du cylindre est de 47 mm., le diamètre intérieur de 33 mm., la hauteur totale de 79 mm., la profondeur de 60 mm. Dans ce cylindre, fendu sur sa longueur, glisse exactement un piston massif du même alliage.

Après avoir retiré le piston, on place dans le cylindre creux les feuilles stabilisées, suivant la méthode décrite précédemment. On met alors le piston en place et l'appareil est monté entre les mâchoires de l'étau. Le suc de tissus s'écoule par la fente du cylindre ; il est recueilli pour la détermination du point cryoscopique.

Matériel cryoscopique. — L'appareil comprend un vase cylindrique de DEWAR destiné à recevoir le mélange réfrigérant (glace et sel), ce vase est coiffé d'un couvercle métallique percé de deux orifices, l'un central et de grandes dimensions, l'autre latéral et plus petit. Par le petit orifice du couvercle, on fait glisser l'agitateur métallique, assurant le brassage du mélange réfrigérant. Par le grand orifice du couvercle est introduit, en le plongeant dans le mélange réfrigérant, un tube en verre à large ouverture V, destiné à recevoir un récipient *v* de diamètre plus réduit, mais de même hauteur ; on place dans le tube *v*, le suc, le thermomètre cryoscopique et un agitateur en platine. Le vase V joue le rôle d'isolant et empêche un contact direct du tube *v* avec le mélange réfrigérant. Ce dispositif est d'ailleurs à peu près constant dans les déterminations cryoscopiques.

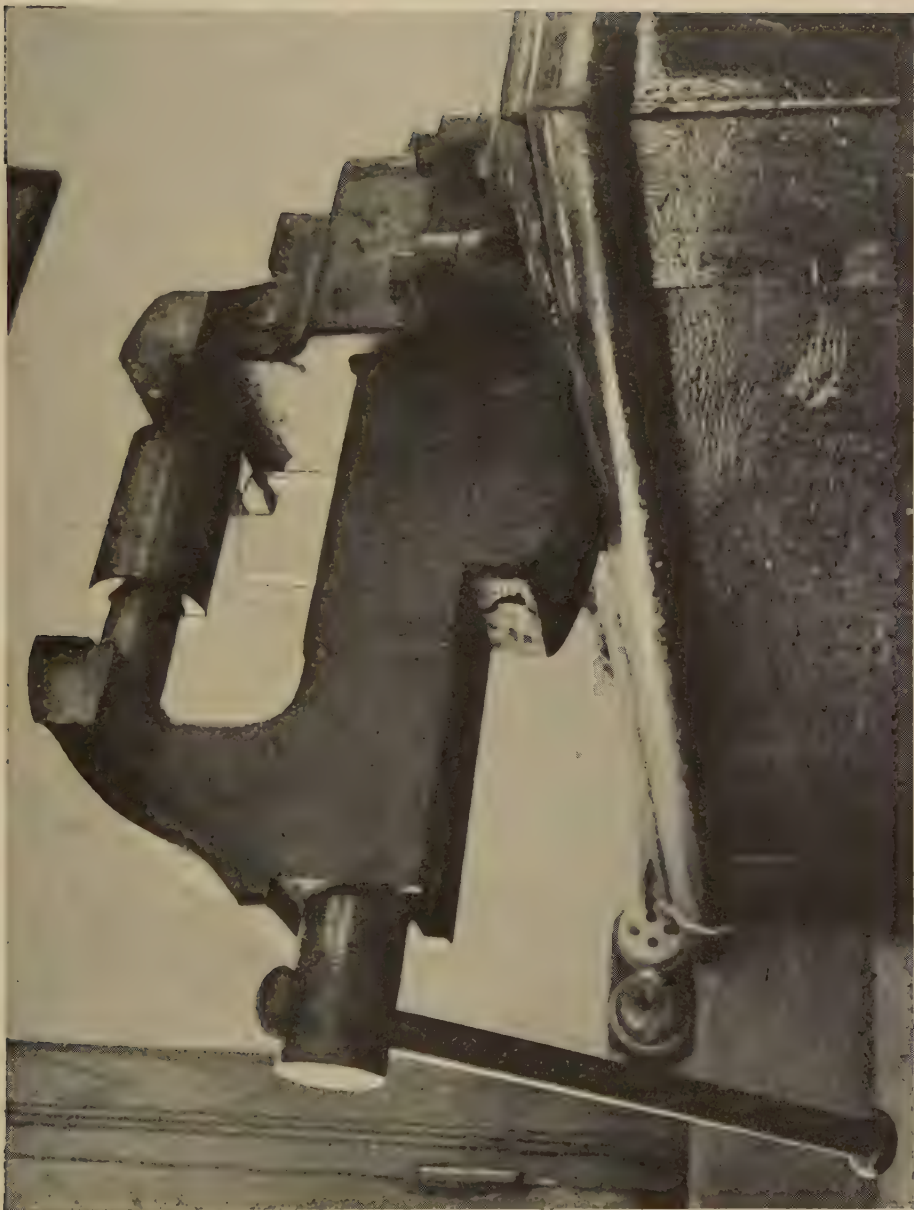


Planche VIII.

Presse utilisée pour l'extraction du suc de tissus.

Le thermomètre est spécial. Sa cuve dessine un prisme quadrangulaire et n'excède pas un centimètre de haut, ce qui permet d'opérer sur des volumes atteignant tout au plus un ou deux centimètres cubes. La colonne est graduée en cinquantièmes de degré, et une loupe, montée sur une légère armature en aluminium, permet de suivre et de lire exactement la hauteur de la colonne de mercure.

Tous ces appareils, petit tube à suc *v*, agitateur de platine, thermomètre, doivent être parfaitement propres, rincés à l'eau distillée, bien desséchés avant leur emploi.

Le suc est versé dans le tube *v*, et on y plonge la cuve du thermomètre et le petit agitateur de platine. L'ensemble est enfoncé dans le tube *V*.

Le mélange réfrigérant est brassé avec l'agitateur dans le DEWAR, et on laisse refroidir le suc de tissus jusqu'à environ deux degrés au-dessous du point présumé de congélation ; on introduit alors, en se servant d'une effilure de verre, une parcelle de glace, de façon à faire cesser la surfusion. Il est nécessaire, à ce moment, d'agiter énergiquement avec l'agitateur de platine, pour uniformiser la température du liquide en observation. Lorsque le niveau de mercure est constant, il suffit de lire la température pour avoir le point cryoscopique. L'ensemble *V*, *v*, thermomètre et suc, est réchauffé à la main, puis remis dans le mélange réfrigérant et on laisse redescendre le thermomètre jusqu'à 1° au-dessous du Δ lu dans la première mesure. La surfusion sera brisée de la même façon que précédemment. On refera une troisième et s'il le faut une quatrième lecture, jusqu'à ce qu'on obtienne deux résultats ne différant pas entre eux de plus de cinq unités de la troisième décimale.

Cette première opération achevée, on rince soigneusement le tube *v* à l'eau distillée, puis on détermine, en prenant les mêmes précautions que précédemment, le point de congélation de l'eau distillée. Cette mesure permet une correction éventuelle du point cryoscopique trouvé.

La pression osmotique correspondante, exprimée en atmos-

phères, est ensuite calculée au moyen de la table dressée par GORTNER et HARRIS (1).

MÉTHODE LAPICQUE DITE DU « BOUILLON »

Cette méthode, que nous devons à LAPICQUE (1924) est celle utilisée par M^{me} MONNIER-DUMONT. La technique en est la suivante :

On prélève deux échantillons de 20 grammes, aussi homogènes et représentatifs de l'organe étudié que possible. L'un des échantillons sert à déterminer le poids sec de l'organe Ps ; il est placé pour cela dans une étuve à 100° jusqu'à constance de poids. L'autre sert pour la fabrication du bouillon. Dans un vase conique, en verre de bohème ou en pyrex, de 150 cc. et de poids t, on chauffe jusqu'à l'ébullition 60 centimètres cubes d'eau distillée. On y laisse alors tomber rapidement les 20 grammes de tissu végétal fragmenté ; on continue une très légère ébullition pendant une demi-heure environ. On laisse refroidir et on pèse le vase et son contenu : soit M ce poids. On recueille le liquide en pressant à la main, dans de l'étamine, le tissu végétal bouilli. C'est ce liquide filtré qui sert à l'étude du suc de tissus. Soit θ l'abaissement du point de congélation de ce liquide, Δ l'abaissement du point de congélation des liquides foliaires est donné par la formule :

$$\Delta = \frac{\theta [M - (t + Ps)]}{20 - Ps}$$

M — (t + Ps) représente l'eau totale contenue dans le liquide cryoscopique.

20 — Ps, l'eau contenue dans l'organe frais.

$\frac{M - (t + Ps)}{20 - Ps}$ représente donc le coefficient de dilution.

Etude critique de la méthode dite « du bouillon ». — L'examen critique de cette méthode a déjà été fait, d'une façon très objective, par M^{me} MONNIER-DUMONT (1933), toutefois nous nous permettrons quelques remarques complémentaires.

(1) Un moyen pratique pour connaître la valeur de la pression osmotique consisterait à multiplier l'abaissement cryoscopique trouvé par 12 : l'abaissement cryoscopique étant exprimé en degrés centigrades et la pression osmotique en atmosphères.

a) Pour que les renseignements fournis par cette méthode soient exacts, la première condition est que la pesée des deux échantillons soit effectuée sur le lieu et au moment même où l'organe végétal est récolté, afin d'éliminer la perte de poids (1) par transpiration. Ceci exige une balance portative ou bien des expériences faites aux abords immédiats d'un laboratoire.

b) On pourrait également faire observer, bien que ceci soit de moindre importance, qu'en fragmentant le végétal alors qu'il est encore vivant, on risque de mettre en contact certaines cellules à ferments avec des cellules à glucosides.

c) Par contre, une remarque plus importante est la suivante : l'ébullition étant achevée et le vase refroidi « on recueille le liquide en pressant *à la main*, dans de l'étamine, le tissu végétal bouilli : c'est ce liquide filtré qui sert à l'étude du suc cellulaire ». Or on a abandonné ainsi, dans l'étamine, un résidu que nous avons eu la curiosité de soumettre à l'action de la presse de WALTER, décrite précédemment. Nous avons obtenu de la sorte un liquide qui a été cryoscopé, selon la méthode habituelle ; chaque fois la pression osmotique de ce nouveau liquide avait une valeur plus élevée que celle observée en suivant rigoureusement la méthode indiquée par M^{me} MONNIER-DUMONT (v. tableau 35).

Toutefois, en dépit de cette légère imperfection, à laquelle, d'ailleurs, il est facile de remédier, nous ne pouvons que souscrire à l'opinion de M^{me} MONNIER-DUMONT pour qui cette méthode donne « des résultats plus exacts que ceux obtenus par la plupart des méthodes antérieures », et si nous lui avons préféré la méthode de WALTER, c'est uniquement en raison du souci que nous avons manifesté dès le début, d'avoir une méthode pratique, nous permettant d'opérer au lieu même d'habitat du végétal.

En effet, la méthode de WALTER, elle non plus, n'est pas à l'abri de toute critique.

(1) Nous avons vu lors de l'étude de la transpiration que cette perte d'eau n'est pas négligeable, notamment en été.

Examen critique de la méthode de Walter. — Pas plus que la « méthode du bouillon », elle ne permet d'obtenir ce que BOTAZZI appelait « un liquide pur ». Là encore le *suc* obtenu, n'est qu'un mélange des produits solubles provenant des divers territoires cellulaires.

De plus STEINER (1934) indique des variations d'ailleurs très faibles de l'abaissement du point cryoscopique avec l'augmentation de la pression ; il est bien évident, en effet, que seul l'emploi d'une presse permettant de mesurer la pression exacte à laquelle on opère donnerait des résultats à l'abri de toute critique.

Enfin certaines observations personnelles nous obligent à insister sur quelques détails opératoires :

a) Lorsque les feuilles, après leur récolte, sont placées dans un tube de verre, on a l'habitude de fermer ce tube par un bouchon de liège. Or, une série de pesées nous ont montré que, lors de la stabilisation, une certaine quantité d'eau de condensation, provenant du végétal, imprégnait le bouchon de liège : la perte variait chaque fois de 150 à 200 milligrammes, pour 20 grammes de plante fraîche. L'emploi de bouchons de caoutchouc nous a permis de réduire presque à néant cette perte d'eau, malheureusement ces bouchons s'altèrent très rapidement.

b) D'autre part, pour récolter le suc qui s'écoule de la presse, on est obligé d'employer un vase de surface relativement grande, l'écoulement ayant lieu tout le long de la fente du cylindre. Dès que l'écoulement est pratiquement terminé, il est indispensable de verser ce liquide dans un tube à essai que l'on bouche aussitôt. On évitera ainsi une évaporation du suc de tissus qui est loin d'être négligeable en été.

Examen comparatif des deux méthodes. — Cependant même en prenant ces précautions, nous n'avons pas voulu nous servir de la méthode de WALTER sans établir un test de comparaison avec la méthode dite « du bouillon ».

Dans une première série d'expériences, nous avons déterminé l'abaissement du point de congélation, en suivant la technique indiquée par M^{me} MONNIER-DUMONT ; pour plus de précautions

chaque prélèvement a été pesé sur place, dès sa récolte, en utilisant la balance portative de BUNGE-STOCKER.

Puis le résidu de l'étamine a été soumis à l'action de la presse et nous avons déterminé le Δ du liquide ainsi obtenu.

Des échantillons de feuilles, identiques aux précédents, ont été traités simultanément par la méthode de WALTER, en prenant toutes les précautions indiquées, et même en effectuant sur place la stabilisation (tableau 35).

Tableau 35

Tableau comparatif entre les résultats fournis par la méthode dite « du Bouillon » et celle de Walter.

NOMS DES ESPÈCES	DATES des prélèvements	Méthode dite « DU BOUILLON »			Méthode de WALTER
		procédé ordinaire	suc obtenu par pression	Moyenne	
Erica multiflora	9 juillet	21 atm. 5	21 atm. 9	21 atm. 7	21 atm. 3
	17 septembre	18.80	19.30	19.05	18.9
Arbutus Unedo	10 juillet	20.8	21	20.9	20.7
	20 août	22.9	23.6	23.25	22.9
	26 août	20.9	21.6	21.25	21.3
	18 septembre	19.9	20.4	20.15	20.05

Nous voyons que la moyenne des résultats obtenus par la technique de M^{me} MONNIER-DUMONT, en suivant le procédé ordinaire, puis en soumettant à l'action de la presse le résidu de l'étamine sont très voisins de ceux obtenus par la méthode de WALTER.

Résultats. — L'étude des variations de la pression osmotique chez les Ericacées languedociennes, poursuivie de juin 1934 à

juin 1933, confirme les résultats que nous avons déjà obtenus, chez certaines de ces espèces, au cours de l'année 1933. Ils nous permettent d'affirmer, et nous sommes en cela d'accord avec WALTER, BRAUN-BLANQUET et ses élèves, que chez les végétaux soumis au climat méditerranéen, le maximum de pression osmotique est atteint en été, et non pas en hiver, comme chez les espèces des régions plus septentrionales (1). Le minimum est généralement rencontré au mois de mai avec l'apparition des nouvelles feuilles.

Mais, en outre, l'étude comparative de la pression osmotique, celle des constituants cellulaires et du degré d'hydratation des tissus, nous ont permis non seulement de confirmer l'influence du milieu sur la pression osmotique, mais encore d'analyser le mécanisme de cette action, et de montrer que ce sont tour à tour les fluctuations de la quantité d'eau ou au contraire celles des substances dissoutes qui commandent les variations de la pression osmotique.

Variations saisonnières. — La marche des variations saisonnières de la pression osmotique nous permet, une fois de plus, de retrouver les trois groupes déjà distingués parmi les Ericacées étudiées.

Toutefois, malgré les rapports existant entre la morphologie et l'anatomie d'*Arbutus Unedo* et d'*Arbutus Andrachne*, malgré les valeurs comparables des facteurs microclimatiques, puisque ces deux végétaux furent étudiés au même lieu, nous voyons que la courbe n'atteint, chez *Arbutus Andrachne* son minimum qu'en juin au lieu de mai chez *A. Unedo*, et son maximum en septembre au lieu d'août (tabl. 36). L'explication, nous le verrons bientôt, doit en être cherchée dans les variations des substances dissoutes.

Chez *Erica multiflora*, les valeurs de la pression osmotique sont plus élevées et la marche des variations plus uniforme.

Quant au groupe *Erica arborea-Erica scoparia*, nous avons déjà montré au cours d'un précédent travail (Giroux 1934), que

(1) Voir M^{me} MONNIER-DUMONT. — Etude de la concentration des liquides cellulaires végétaux, p. 106

l'amplitude des oscillations de la courbe était plus élevée que chez *Erica multiflora* et la réaction estivale plus accusée.

Nous n'insisterons pas sur l'interprétation des courbes, ayant déjà suivi et interprété les variations de la pression osmotique chez nos Ericacées au cours de l'année 1933 ; il sera par contre intéressant de comparer ces résultats à ceux que nous ont fourni les recherches actuelles.

Arbutus Unedo et *Erica multiflora* furent étudiés en 1933 à Montarnaud, au lieu dit « Les Chênes ». Nous avons donné précédemment les principales caractéristiques de la localité et indiqué que si *Erica multiflora* y rencontrait des conditions écologiques proches de celles qui existent à Fontfroide, *Arbutus Unedo*, au contraire, se trouvait à Montarnaud dans une association plus dégradée que celle de Mezouls. D'autre part, les valeurs des facteurs microclimatiques y étaient plus élevées.

Ces remarques nous permettront de comprendre pourquoi les valeurs de la pression osmotique du suc d'*Arbutus Unedo* furent plus élevées en 1933 à Montarnaud qu'en 1934-35 à Mezouls.

La pénétration de la lumière étant plus forte à Montarnaud, nous avons pu montrer que la richesse des feuilles en substances dissoutes et plus particulièrement en glucides et matières minérales, était également plus grande. Nous verrons au cours de l'étude comparative des variations stationnelles que l'augmentation de ces substances a entraîné, cette année encore, une élévation de la pression osmotique.

Pour *Erica multiflora* les valeurs des facteurs microclimatiques étaient comparables à Montarnaud et à Fontfroide, mais dans cette dernière localité le végétal a été étudié au milieu de son association habituelle, et c'est à Fontfroide que les valeurs de la pression osmotique sont en général les plus élevées. A cet endroit les oscillations de la courbe de pression osmotique sont également plus faibles.

Le maximum d'août est très accusé à Montarnaud, mais l'été 1933 a été exceptionnellement sec et chaud ; *Erica multiflora* espèce à enracinement peu profond, a réagi davantage cette année là qu'*Arbutus Unedo* dont les racines arrivent jusqu'à 2 m. 50,

Tableau 36

Variations saisonnières de la pression osmotique

NOMS DES ESPÈCES	11-12 juin 1934	9-10 juillet	26-28 août	17-18 septembre	20-21 novembre	22-23 janvier 1935	18-19 mars	1 ^{er} -2 avril	27-28 mai	21-22 juin
Arbutus Unedo.....	15 atm. 8	20.7	21.35	20.05	20.40	21.9	21.3	19.6	14.2	16.3
Arbutus Andrachne..	15 atm. 05	19.6	21.8	22.4	21.3	23.2	22	20.5	17.2	15.8
Erica arborea								17 atm. 10	15.8	17.9
Erica scoparia.....								16 atm. 7	17.10	18.5
Erica multiflora	20 atm. 9	21.3	22.1	18.9	19.3	21.05	20.7	20.4	19.6	20.10

soit à l'horizon A_3 , qui doit être considéré comme le réservoir d'eau pour les espèces à enracinement profond dans la région languedocienne (v. BRAUN-BLANQUET 1933).

Les facteurs externes — édaphiques et microclimatiques — ont donc une influence sur la pression osmotique : nous allons essayer maintenant, par l'étude comparative des variations des substances dissoutes, d'analyser le mécanisme de cette action.

Chez *Arbutus Unedo*, les valeurs de la pression osmotique augmentent de juin à août (tableau 37 et Graph. 15). Pendant ce temps, le poids de la substance sèche est passé de 30 à 39 o/o. Il y a donc eu, à ce moment, concentration du suc de tissus par diminution de la quantité d'eau à l'intérieur des cellules. Mais l'augmentation de la concentration n'est pas seule à intervenir dans l'élévation de la pression osmotique, puisque pendant cette même période, la quantité relative des substances minérales solubles, par rapport à 100 gr. de substance fraîche, a augmenté de 0,70 à 0,98. De même la quantité de glucides s'est élevée considérablement dans un même volume de suc foliaire et l'augmentation est telle qu'on ne peut songer à l'attribuer uniquement à la concentration du suc : nous verrons en effet plus loin, que les variations du poids de la substance sèche sont assez faibles.

Dès lors, chez *Arbutus Unedo*, de juin à août, l'augmentation de pression osmotique doit être attribuée, d'une part à la concentration du suc foliaire par perte d'eau, d'autre part à l'augmentation des glucides et du taux des substances minérales solubles. Toutefois, il est à remarquer que l'élévation de la pression osmotique a été certainement contrecarrée par une diminution importante des substances azotées solubles et par un abaissement du degré d'ionisation des molécules en raison de la diminution de la quantité d'eau dans les cellules.

La courbe de pression osmotique diminue ensuite légèrement en septembre puis se relève jusqu'en janvier.

La diminution de pression, d'ailleurs faible, constatée en septembre, doit être attribuée, semble-t-il, principalement aux glucides réducteurs puisque les glucides non réducteurs et les substances minérales ont des valeurs un peu plus élevées qu'au mois d'août.

Tableau 37

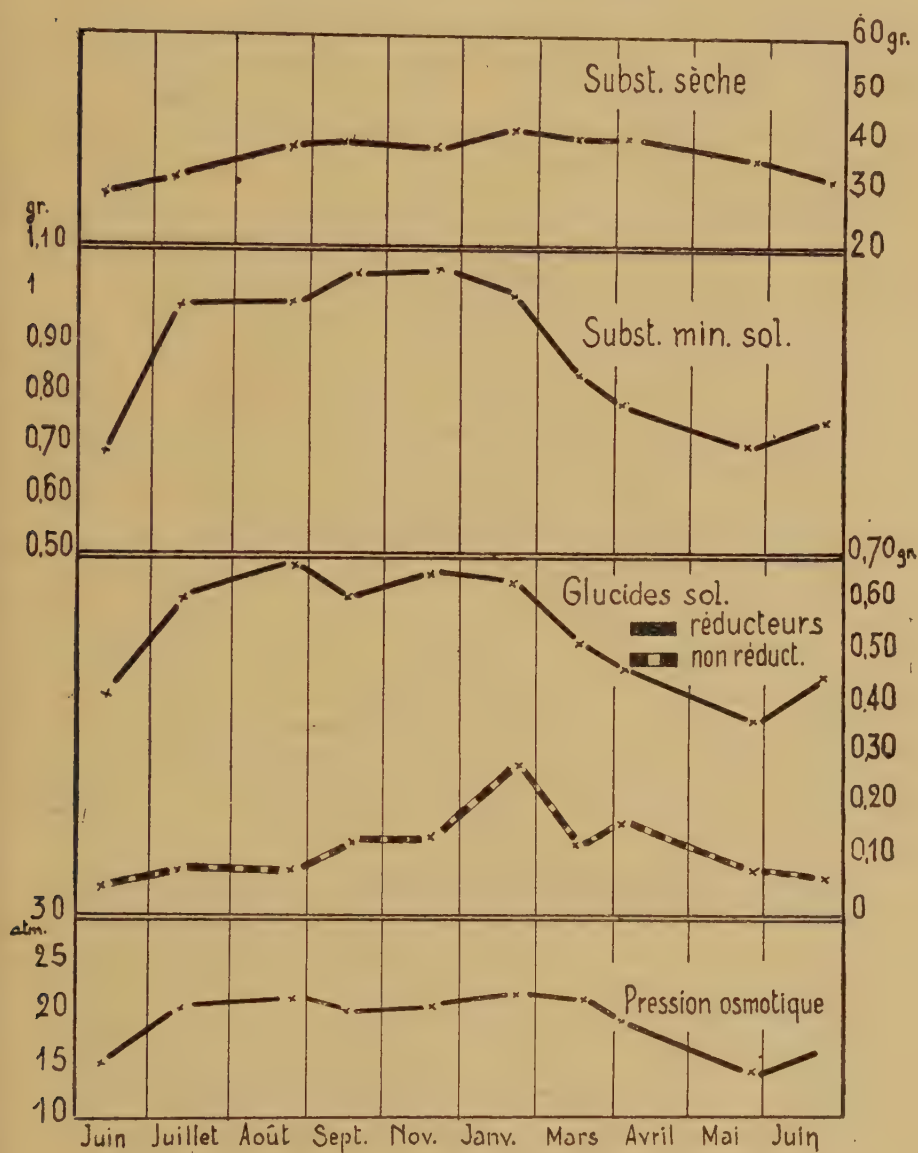
Tableau comparatif des variations saisonnières de la pression osmotique et des constituants cellulaires chez :

ARBUTUS UNEDO L.

DATES DES PRÉLÈVEMENTS		12 juin	10 juillet	26 août	18 sept.	21 nov.	22 janvier	19 mars	2 avril	28 mai	22 juin
Substance sèche par 100 gr. de feuilles		30 gr.	33	39	40	39	42	41	41	35	33
		0.70 gr.	0.98	0.98	1.04	1.05	1	0.84	0.78	0.71	0.75
Substances minérales solubles par 100 gr. de feuilles		0.43 gr.	0.61	0.69	0.61	0.66	0.65	0.555	0.48	0.37	0.45
		0.07 gr.	0.09	0.09	0.14	0.15	0.28	0.135	0.18	0.08	0.07
Acides (libres et demi-combinés) par 100 cc. de suc (en gr. d'acide acétique)						0.69 gr.	0.76	0.80	0.86	1.5	1.45
Azote par 100 gr. de feuilles	soluble	0.065 gr.	0.040	0.045	0.055	0.055	0.060	0.050	0.060	0.075	0.065
	total	0.685 gr.	0.570	0.605	0.665	0.695	0.650	0.550	0.610	0.715	0.665
Pression osmotique		15.8 atm.	20.7	21.35	20.05	20.4	21.9	21.3	19.6	14.20	16.3

Graphique n° 15

Courbes des variations saisonnières de la pression osmotique et des constituants cellulaires dans les feuilles de : *Arbutus Unedo* L.



Résultats exprimés en atmosphères pour la pression osmotique
et en grammes pour les constituants cellulaires.

Quant à l'élévation de pression osmotique, constatée de novembre à janvier, elle s'explique par la perte en eau des tissus, ainsi que par une augmentation du taux des acides et des glucides non réducteurs.

Les valeurs de la pression osmotique s'abaissent ensuite pendant tout le printemps, jusqu'au mois de mai. Cette diminution est certainement, là encore, en grande partie sous la dépendance du degré d'hydratation des cellules, puisque le poids de la substance sèche s'abaisse de 42 à 35 o/o. Mais les substances minérales, les glucides et l'azote protéique contribuent à faire baisser la pression osmotique, et la chute eut été sans doute plus considérable si elle n'avait été ralentie par l'augmentation du taux des acides, par celle des substances azotées solubles et sans doute aussi par une grande désintégration des molécules dans le suc vacuolaire.

En juin, la courbe de pression osmotique remonte, malgré la diminution du poids de la substance sèche, aidée par l'apport de substances minérales et de glucides réducteurs dans le suc foliaire.

Arbutus Andrachne se rapproche beaucoup d'*Arbutus Unedo* tant par les valeurs et les variations des substances solubles que par la marche de sa pression osmotique (tableau 38 et graph. 16). Cependant certains constituants cellulaires, en particulier les glucides, les acides et même les substances azotées, existent d'ordinaire en quantité un peu plus grande dans les feuilles d'*Arbutus Andrachne* et les valeurs de la pression osmotique sont également plus élevées que chez *Arbutus Unedo*.

D'autre part, nous avons déjà souligné le fait que dans les échantillons de feuilles d'*Arbutus Andrachne*, le minimum de pression osmotique n'était atteint qu'en juin au lieu de mai et le maximum en septembre au lieu d'août, comme nous l'avons trouvé chez *Arbutus Unedo*. Les conditions écologiques étant très voisines pour ces deux espèces, cette divergence paraît bien indiquer qu'il existe une spécificité dans la marche saisonnière de la pression osmotique. D'ailleurs si l'on excepte les substances minérales qui, elles, sont en grande partie sous la dépendance de la transpiration, ces divergences entre la marche de la

pression osmotique d'*Arbutus Unedo* et celle d'*Arbutus Andrachne* sont en accord avec les variations des substances dissoutes. C'est en effet en juin que les glucides, les acides et les substances azotées atteignent leur minimum. En septembre par contre le contenu cellulaire est riche en substances dissoutes et faiblement hydraté.

Le minimum de juin peut s'expliquer par un départ plus tardif de la végétation chez *Arbutus Andrachne* et le maximum de septembre par le fait qu'il n'y a pas eu, à cette époque, comme chez *Arbutus Unedo*, de migration de substances, rendue nécessaire par la floraison.

Chez *Erica multiflora* la substance sèche, dont les variations sont minimales, n'aura que peu d'influence sur la pression osmotique, qui sera, plus encore peut-être que chez les Arbousiers, sous l'étroite dépendance des substances minérales et des glucides (tableau 39 et graph. 17). D'ailleurs la régularité de la marche de tous les constituants cellulaires solubles, sur laquelle nous n'avons cessé d'insister, se traduit, dans cette espèce, par une remarquable uniformité dans l'allure de la courbe de pression osmotique. Cependant, parfois, les variations de la pression osmotique paraissent bien être sous la dépendance des fluctuations de l'eau. En novembre, par exemple, malgré une légère diminution des substances solubles, la pression osmotique s'est élevée à 19 atm., 3 alors qu'elle était de 18 atm., 9 en septembre ; cette augmentation ne peut guère se justifier que par l'hydratation un peu plus forte des tissus au mois de novembre.

L'étude comparative des variations printanières de la pression osmotique et des substances en solution chez *Erica arborea* et *Erica scoparia*, nous confirme l'existence d'un minimum de pression osmotique au mois de mai, coïncidant avec le départ de la végétation (tableau 40).

Chez *Erica arborea* ce sont les sucres seuls qui semblent faire baisser la pression osmotique, tandis que chez *Erica scoparia* les substances minérales contribuent à cette diminution.

Chez ces deux végétaux c'est en juin que la quantité d'eau est la plus grande dans les tissus, et néanmoins à cette époque, la pression osmotique s'élève par suite de l'enrichissement des

Tableau 38

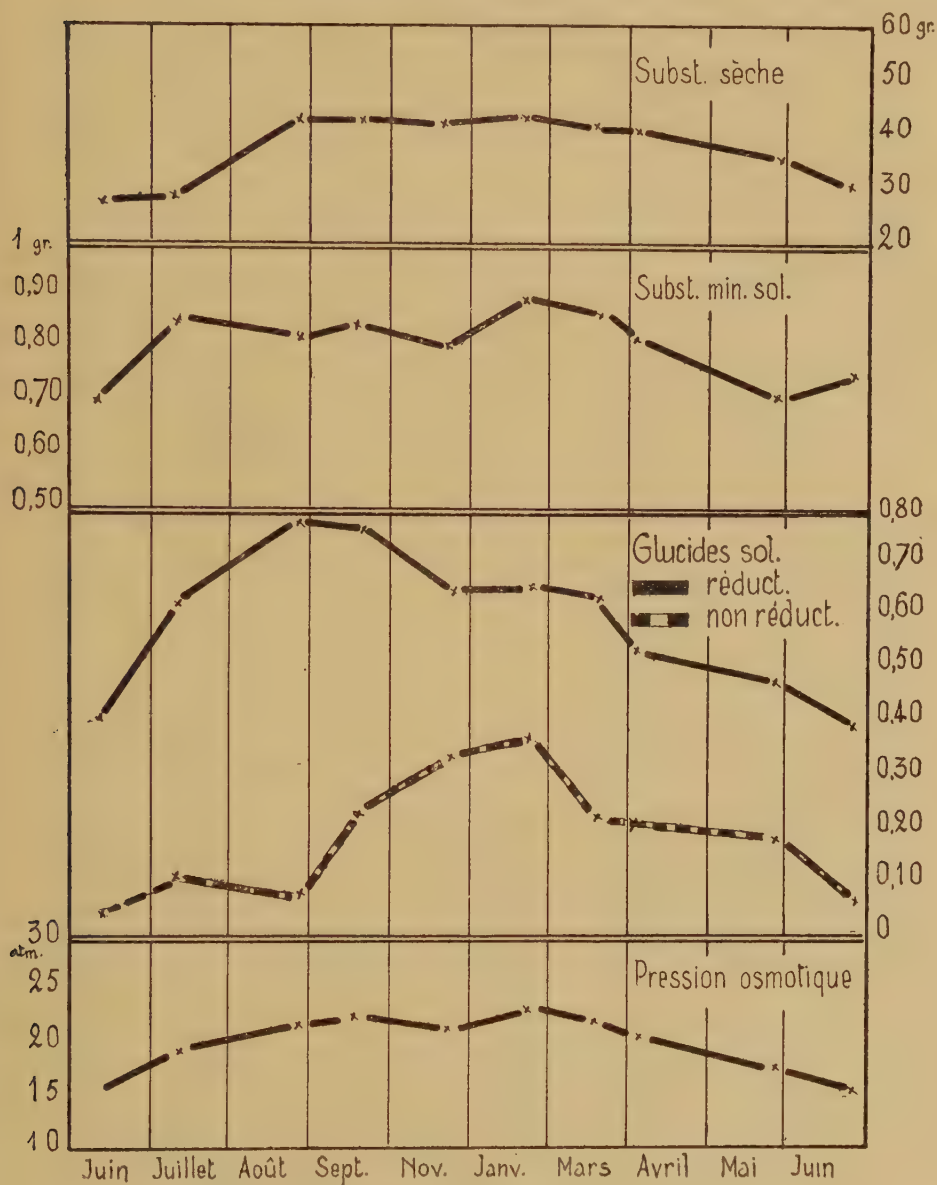
Tableau comparatif des variations saisonnières de la pression osmotique et des constituants cellulaires chez :

ARBUTUS ANDRACHNE L.

DATES DES PRÉLÈVEMENTS		12 juin	10 juillet	26 août	18 sept.	21 nov.	22 janvier	19 mars	2 avril	28 mai	22 juin
Substance sèche par 100 gr. de feuilles		28 gr.	29	43	43	42	43	41	41	36	30
		0.70 gr.	0.85	0.82	0.84	0.80	0.88	0.86	0.81	0.70	0.74
Substances minérales solubles par 100 gr. de feuilles											
Glucides par 100 cc. de suc	réducteurs	0.41 gr.	0.62	0.78	0.77	0.64	0.65	0.63	0.53	0.47	0.39
	non réducteurs	0.05 gr.	9.11	0.08	0.22	0.33	0.37	0.22	0.21	0.18	0.07
Acides (libres et demi combinés) par 100 cc. de suc (ou gr. d'acide acétique)						0.75 gr.	0.79	0.93	1.03	1.34	1.29
Azote par 100 gr. de feuilles	soluble	0.060 gr.	0.045	0.045	0.050	0.055	0.060	0.050	0.055	0.075	0.060
	total	0.660 gr.	0.625	0.680	0.720	0.745	0.670	0.570	0.585	0.790	0.620
Pression osmotique		15.05 atm.	19.6	21.8	22.4	21.3	23.2	22	20.5	17.2	15.8

Graphique n° 16

Courbes des variations saisonnières de la pression osmotique et des constituants cellulaires dans les feuilles de : *Arbutus Andrachne* L.



Résultats exprimés en atmosphères pour la pression osmotique
et en grammes pour les constituants cellulaires.

Tableau 39

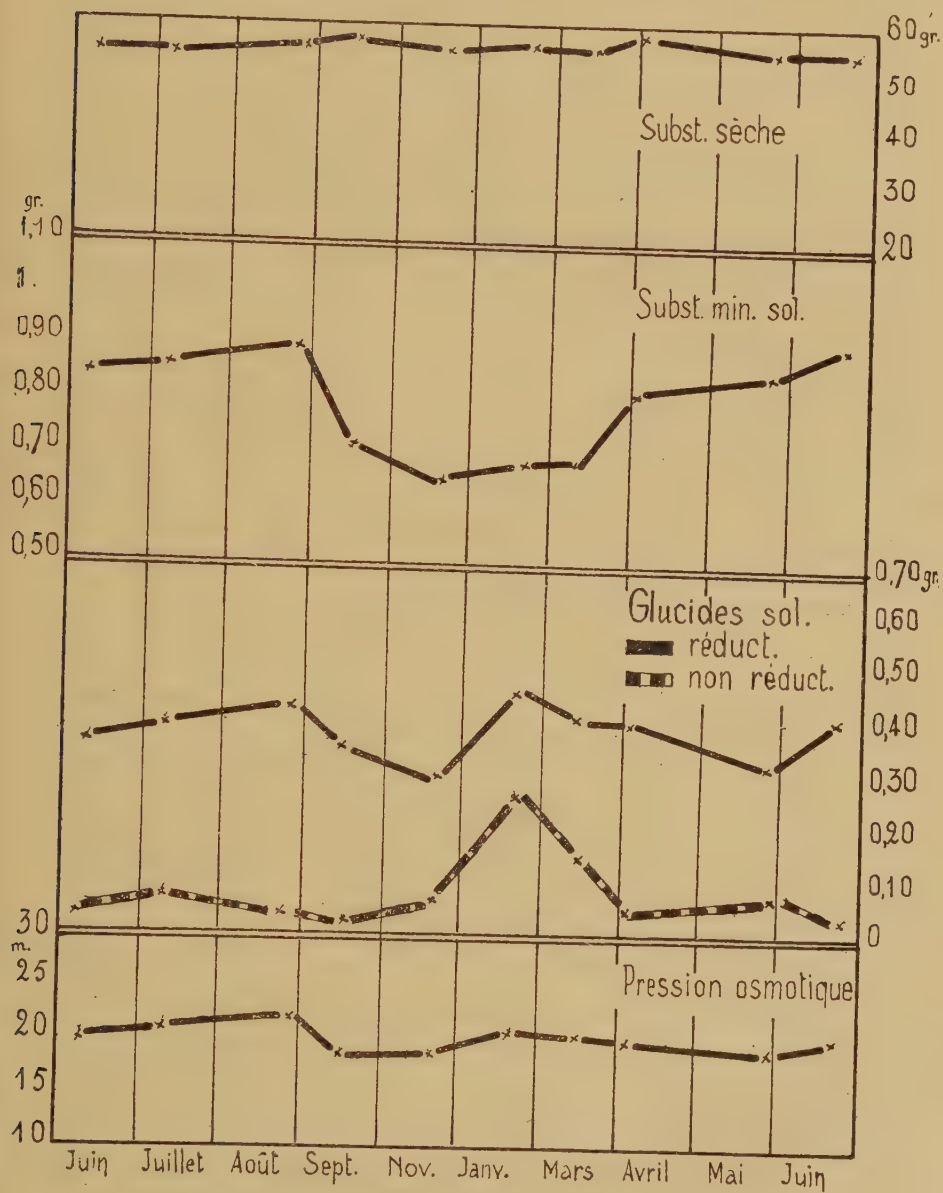
Tableau comparatif des variations saisonnières de la pression osmotique et des constituants cellulaires chez :

ERICA MULTIFLORA L.

DATES DES PRÉLÈVEMENTS		11 juin	9 juillet	28 août	17 sept.	20 nov.	23 janvier	18 mars	1 avril	27 mai	21 juin
Substance sèche par 100 gr. de feuilles		55.5 gr.	55	56	58	56	57	56.5	59	55.5	56
		0.85 gr.	0.86	0.90	0.72	0.65	0.68	0.70	0.81	0.85	0.90
Substances minérales solubles par 100 gr. de feuilles											
Glucides par 100 cc. de suc	réducteurs	0.37 gr.	0.40	0.43	0.35	0.30	0.46	0.40	0.40	0.32	0.42
	non réducteurs	0.07 gr.	0.08	0.05	0.03	0.07	0.27	0.15	0.05	0.08	0.04
Acides (libres et demi-combinés) par 100 cc. de suc (en gr. d'acide acétique)						0.90 gr.	0.67	0.76	0.86	1.11	0.93
Azote par 100 gr. de feuilles	soluble	0.055 gr.	0.040	0.050	0.055	0.055	0.060	0.045	0.060	0.065	0.055
	total	0.635 gr.	0.470	0.430	0.425	0.465	0.490	0.405	0.460	0.505	0.555
Pression osmotique		20.9 atm.	21.3	22.1	18.9	19.3	21.05	20.7	20.4	19.6	20.10

Graphique n° 17

Courbes des variations saisonnières de la pression osmotique et des constituants cellulaires dans les feuilles de : *Erica multiflora* L.



Résultats exprimés en atmosphères pour la pression osmotique et en grammes pour les constituants cellulaires.

cellules en substances dissoutes et plus particulièrement en glucides et en substances minérales solubles.

Tableau 40

Tableau comparatif des variations printanières de la pression osmotique et des constituants cellulaires chez :

ERICA ARBOREA L. et ERICA SCOPARIA L.

NOMS des ESPÈCES		ERICA ARBOREA			ERICA SCOPARIA		
DATES DES PRÉLÈVEMENTS		2 avril 1935	28 mai 1935	22 juin 1935	2 avril 1935	28 mai 1935	22 juin 1935
Substance sèche par 100 gr. de feuilles		gr. 37	37	32	37	35	30
Substances minérales solubles par 100 gr. de feuilles		0 92	0 92	0 96	0 87	0 80	0 82
[Glucides par 100 cc. de suc (en gr. de glucose)	réducteurs	0 47	0 20	0 31	0 45	0 22	0 42
	non réducteurs	0 08	0 07	0 07	0 11	0 06	0 08
Acides (libres et demi-combinés) par 100 cc. de suc (en gr. d'acide acétique)		0 81	1 09	0 87	0 74	0 90	0 88
Azote par 100 gr. de feuilles	soluble	0 050	0 050	0 050	0 050	0 060	0 050
	total	0 520	0 550	0 580	0 510	0 570	0 540
Pression osmotique		atm. 17 10	15 8	17 9	16 7	16 1	18 5

* *

Ainsi la pression osmotique nous apparaît, chez les *Ericacées* étudiées, comme la résultante des multiples variations des constituants solubles, dont les actions se contrebalancent continuellement; mais dans ces variations, les substances minérales et les glucides semblent exercer une influence prépondérante sur l'allure de la courbe de pression osmotique. Ceci est particulièrement net chez *Erica multiflora*.

Tableau 41

Tableau comparatif des variations stationnelles de la pression osmotique et des constituants cellulaires.

NOMS des ESPÈCES		ARBUTUS UNEDO		ARBUTUS ANDRACHNE		ERICA MULTIFLORA		ARBUTUS UNEDO		ERICA MULTIFLORA		ARBUTUS ANDRACHNE	
LIEUX DES PRÉLÈVEMENTS		Mezouls	Campagne Les Pommelles	Mezouls	Campagne Les Pommelles	Fontfroide	Campagne Les Pommelles	Mezouls	Montar-naud	Fontfroide	Montar-naud	Mezouls	Mezouls
DATES DES PRÉLÈVEMENTS		20 Août 1934						2 Juin 1935					
Substance sèche par 100 gr. de feuilles	Substances minérales solubles par 100 gr. de feuilles	40 gr.	42	43	43	55	58	36	40	55	58	36	36
		0 98 gr.	1 15	0 94	0 95	0 95	0 91	0 73	0 75	0 80	0 83	0 70	0 70
		0 67 gr	0 74	0 70	0 89	0 47	0 50	0 35	0 635	0 35	0 37	0 54	0 54
		0 08 gr	0 08	0 43	0 06	0 05	0 06	0 11	0 095	0 05	0 06	0 06	0 06
Glucides contenus dans 100 cc. de suc (en gr. de glucose)								4 51 gr	4 63	1 04	1 05	4 36	4 36
Acides (libres et demi-combinés) par 100 cc de suc (en gr d'acide acétique)													
Azote par 100 gr. de feuilles	soluble	0 040 gr.	0 050	0 045	0 050	0 050	0 055	0 075	0 070	0 060	0 065	0 075	0 075
	total	0 590 gr.	0 650	0 690	0 740	0 420	0 435	0 705	0 790	0 600	0 645	0 685	0 685
Pression osmotique		21.10 atm	23.8	22	23 1	22.6	22 1	14.5	46.2	49.8	49	17 4	17 4

Mais les variations du contenu aqueux interviennent de leur côté dans l'établissement de la pression osmotique, par les modifications qu'elles apportent d'une part au degré d'ionisation, d'autre part à la concentration du suc de tissus.

L'étude des variations stationnelles va nous permettre de déceler l'importance de la station dans les fluctuations de la pression osmotique et d'analyser le mécanisme de son action.

Variations stationnelles. — Le 20 août 1934 (tableau 41), les échantillons d'*Arbutus Unedo* et d'*Arbutus Andrachne* récoltés dans le parc des « Pommettes », avaient une pression osmotique plus élevée que ceux récoltés à Mezouls. La différence constatée entre les valeurs des facteurs micro-climatiques dans les deux endroits, a entraîné, pour les échantillons des « Pommettes », une diminution de la quantité d'eau et une augmentation des constituants cellulaires qui ont eu leur répercussion sur les valeurs de la pression osmotique.

A cette même date du 20 août 1934, nous voyons que la pression osmotique des feuilles d'*Erica multiflora* prélevées à Fontfroide, est plus forte que dans les échantillons récoltés aux « Pommettes », et cependant, à Fontfroide, le poids de la substance sèche est plus faible. Il faut donc attribuer la légère augmentation de pression osmotique à l'augmentation du taux des substances minérales solubles.

Le 2 juin 1935, la pression osmotique du suc de tissus est plus élevée, dans les feuilles d'*Arbutus Unedo*, à Montarnaud, qu'à Mezouls. L'écart est dû à une plus forte concentration du suc par perte d'eau et à l'augmentation du taux des glucides réducteurs et des acides.

A cette même date, les feuilles d'*Erica multiflora*, récoltées à Fontfroide, contiennent plus d'eau et moins de substances solubles que l'échantillon de feuilles provenant de Montarnaud. Or, c'est précisément à Fontfroide que la pression osmotique d'*Erica multiflora* est la plus élevée. Il est vrai que si l'on rapporte la masse des constituants cellulaires solubles au poids de la substance sèche, on voit que le pourcentage est plus

faible dans les échantillons de Montarnaud que dans ceux de Fontfroide.

Quoi qu'il en soit, l'étude d'*Erica multiflora* nous montre que lorsque les conditions microclimatiques sont comparables, c'est bien dans la station naturelle, dans l'association, que l'on trouve les valeurs les plus élevées pour la pression osmotique. Mais cette influence de la station ne se manifeste que jusqu'à une certaine limite. Et lorsque l'écart entre les conditions microclimatiques des deux localités est trop important, comme ce fut le cas, pour les *Arbutus* entre la station des « Pommettes » et celle de Mezouls, la pression osmotique du suc atteint son maximum à l'endroit où les facteurs microclimatiques ont les valeurs les plus élevées.

Variations spécifiques. — Les résultats obtenus les 2 et 22 juin 1933 à Montarnaud, et à Mezouls (tableau 42), nous montrent des écarts assez importants avec les espèces, dans les valeurs de la pression osmotique. Si nous comparons ces résultats à ceux obtenus le 22 juin 1933 à Mezouls, par M^{lle} SOROCEANU (1936, p. 156), chez des espèces appartenant à la strate herbacée, les écarts sont encore plus considérables.

Et il est à remarquer que les variations des substances dissoutes ou celles du degré de concentration par perte d'eau, ne permettent pas toujours d'expliquer les différences trouvées dans les valeurs de la pression osmotique.

C'est ainsi que le 2 juin 1933, à Montarnaud, la pression osmotique d'*Erica cinerea* a une valeur très proche de celle d'*Erica multiflora* : or, les substances solubles sont en quantité plus faibles chez *Erica cinerea* et surtout les feuilles de cette espèce sont beaucoup plus riches en eau que celles d'*Erica multiflora*.

Certes le phénomène est ici particulièrement probant et en général, les variations de la pression osmotique, principalement lorsqu'on les suit chez la même espèce, au cours d'une année par exemple, peuvent être expliquées, *grosso modo*, par les fluctuations de l'eau et des substances dissoutes. Il n'en reste pas moins que, dans certains cas, les méthodes chimiques d'analyse se révèlent incapables d'éclaircir le problème.

Tableau 43. — Tableau comparatif des variations journalières de la pression osmotique et des constituants cellulaires.

DATES DES PRÉLÈVE- MENTS	HEURES DES PRÉLÈVE- MENTS	ARBUTUS UNEDO				ARBUTUS ANDRACHNE				ERICA MULTIFLORA			
		Substances min. contenues dans 100 ^{cc} de suc	Glucides contenus dans 100 cc. de suc		Pression osmotique	Substances min. contenues dans 100 ^{cc} de suc	Glucides contenus dans 100 cc. de suc		Pression osmotique	Substances min. contenues dans 100 ^{cc} de suc	Glucides contenus dans 100 cc. de suc		Pression osmotique
			réduct ^{***}	non réduct ^{***}			réduct ^{***}	non réduct ^{***}			réduct ^{***}	non réduct ^{***}	
27-28 mai	6-7 h.	1.20 gr.	0.34	0.08	43.9 a m.	1.24 gr.	0.43	0.18	15.8 atm.	1.52 gr	0.29	0.05	19.2 atm.
	12 h.	1.23	0.40	0.07	44.6	1.28	0.51	0.19	47.6	1.57	0.34	0.11	19.8
	18-19 h.	1.22	0.38	0.08	44.1	1.26	0.47	0.17	47.2	1.58	0.31	0.12	19.7
9 10 juillet	6-7 h.	1.70	0.55	0.18	20.1	1.75	0.57	0.11	21	1.58	0.36	0.07	21.8
	12 h.	1.74	0.64	0.09	21	1.81	0.66	0.10	22.3	1.63	0.43	0.09	22.4
	18-19 h.	1.76	0.65	0.13	21.2	1.82	0.65	0.11	22	1.64	0.41	0.12	22.3
17-18 septembre	6-7 h.	1.71	0.56	0.16	19.8	1.84	0.75	0.15	22.1	1.49	0.34	0.01	18.6
	12 h.	1.75	0.62	0.13	20.2	1.88	0.79	0.27	22.7	1.43	0.36	0.04	19.2
	18-19 h.	1.75	0.65	0.13	20.2	1.89	0.76	0.25	22.4	1.44	0.34	0.07	19
23-22 janvier	6-7 h.	1.86	0.64	0.28	21.6	2.07	0.62	0.37	22.9	1.53	0.46	0.24	21
	12 h.	1.86	0.66	0.28	22.1	2.09	0.68	0.38	23.4	1.53	0.46	0.30	21.1
	18-19 h.	1.86	0.65	0.27	22.1	2.08	0.63	0.38	23.1	1.53	0.46	0.26	21

Variations journalières. — Nous avons indiqué, au cours de l'étude des constituants cellulaires, que malgré les précautions prises au moment des prélèvements, nous avons dû renoncer à obtenir des résultats ayant quelque signification pour l'eau et les substances azotées, lors de l'analyse des variations journalières ; cette lacune nous gêne naturellement pour interpréter les fluctuations de la pression osmotique.

Toutefois l'étude comparée dans le suc de tissus des substances minérales et des glucides semble bien montrer que ces corps jouent un rôle important dans les fluctuations journalières, mais l'influence des sucres paraît supérieure à celle des substances minérales. Le 9 juillet par exemple (tableau 43), le suc foliaire d'*Arbutus Andrachne* contient un peu plus de glucides non réducteurs et de matières minérales le soir qu'à midi, mais moins de glucides réducteurs, or la pression osmotique est plus faible à 18 heures qu'à 12 heures. Il en est de même pour *Erica multiflora* le 10 juillet et nous pourrions multiplier les exemples.

Sauf pour *Arbutus Unedo* en juillet, la pression osmotique passe par un maximum à midi puis diminue de valeur au cours de l'après-midi tout en restant cependant supérieure à ce qu'elle était le matin.

Pour toutes les espèces l'amplitude des variations est légèrement plus grande en mai et juillet qu'en septembre et janvier.

Enfin d'une façon générale les écarts constatés entre les trois prélèvements effectués au cours d'une journée sont légèrement plus faibles chez *Erica multiflora* que chez les *Arbutus*, et ceci, malgré la différence des conditions microclimatiques constatée entre les stations de Fontfroide et de Mezouls.

Il est intéressant de rapprocher cette observation des résultats obtenus par KILLIAN et FAUREL (1935) avec *Pistacia Lentiscus* L. Ces auteurs ont constaté en effet, chez cette espèce, que les fluctuations journalières ont une amplitude réduite en particulier pour la forme de soleil ; ceci tendrait donc à prouver que c'est là un fait assez fréquent chez les végétaux sclérophylles.

RELATIONS ENTRE LES VARIATIONS DE LA PRESSION OSMOTIQUE
ET CELLES DES CONSTITUANTS CELLULAIRES DANS LES SUCS DE TISSUS.

Des recherches précédentes il ressort que les fluctuations des substances en solution ont une répercussion tout aussi importante sur les valeurs de la pression osmotique, que les valeurs du degré d'hydratation des cellules.

Toutefois, au cours de nos expériences, sauf dans l'étude des variations journalières, les substances minérales et les substances azotées ont été dosées dans les feuilles et non directement sur le suc. Or nous avons nous-même insisté sur l'écart souvent considérable constaté entre les résultats donnés par l'analyse de l'organe entier et ceux trouvés dans l'étude du suc. Il convenait donc, afin que les résultats précédents fassent définitivement acquis, de doser ces substances sur le suc foliaire.

De plus, afin de préciser davantage l'influence de chacun des constituants cellulaires sur la pression osmotique, il était indispensable de suivre leurs variations respectives en les rapportant non seulement à un volume déterminé, mais encore à un poids connu de substance sèche.

C'est pour répondre à ce double but que nous avons entrepris une série de recherches spéciales dont les résultats sont consignés dans les tableaux 44 et 45.

Le 30 avril 1933, des échantillons de feuilles d'*Arbutus Unedo* et d'*Arbutus Andrachne* furent prélevés à la même heure à Mezouls et aux « Pommettes ».

Chez *Arbutus Unedo* et par rapport à un même volume, le suc des feuilles récoltées aux « Pommettes » est plus riche en substances dissoutes que celui des feuilles provenant de Mezouls. La pression osmotique est également supérieure de 2 atm., 3 dans les échantillons prélevés aux « Pommettes ».

Si par le calcul nous rapportons ces résultats à 100 grammes de substance sèche, seul le pourcentage des substances minérales se montre plus élevé dans les prélèvements effectués aux « Pommettes ».

Tableau 44. — *Tableau comparatif des variations de la pression osmotique et des constituants cellulaires dans les sucres de tissus*

NOMS des ESPÈCES		ARBUTUS UNEDO		ARBUTUS ANDRACHINE		ERICA ARBorea		ARBUTUS UNEDO		ERICA ARBorea	
LIEUX DES PRÉLÈVEMENTS		CAMPAGNE LES POMMETTES		CAMPAGNE LES POMMETTES		MEZOULS				MURVIEL	
DATES DES PRÉLÈVEMENTS		30 avril 1935						9 mai 1935			
Poids de substance sèche dans 100 cc. de suc		17.80 gr.	20	20.12	19.07	14.90		16.08		10.40	10.43
		4.50 gr.	1.95	4.52	1.54	0.95		1.38		0.85	0.96
Substances minérales	dans 400 cc. de suc										
	dans 100 gr. de subst. sèche	8.42 gr.	9.75	7.59	8.07	7.97		8.58		8.41	9.20
Glucides en gr. de glucose	dans 400 cc. de suc	0.58 gr.	0.62	0.59	0.475	0.35		0.465		0.32	0.36
	de suc non réducteurs	0.04 gr.	0.03	0.08	0.025	0.07		0.065		0.12	0.105
	dans 400 gr. de subst. sèche	3.25 gr.	3.1	2.94	2.49	2.94		2.88		3.16	3.45
	non réducteurs	0.23 gr.	0.15	0.40	0.43	0.58		0.41		1.19	1.00
Acides libres et demi-combinés (en gr. d'acide acétique)	dans 400 cc. de suc	0.93 gr.	0.97	0.96	0.90	0.73		0.86		0.96	0.95
	dans 100 gr. de subst. sèche	5.22 gr.	4.85	4.79	4.71	6.13		5.34		9.50	9.10
Substances azotées	dans 400 cc. de suc	0.140 gr.	0.155	0.160	0.155	0.85		0.155		0.90	0.85
	dans 100 gr. de subst. sèche	0.785 gr.	0.775	0.800	0.820	0.70		0.960		0.890	0.815
Pression osmotique		18.5 atm.	20.8	21.1	21.6	15.8		18.3		11.5	15.3

Tableau 45. — *Tableau comparatif des variations de la pression osmotique et des constituants cellulaires dans le suc de tissus.*

NOMS des ESPÈCES		ARBUTUS UNEDO	CALLUNA VULGARIS	ERICA ARBorea	ARBUTUS UNEDO	ERICA MULTIFLORA	ERICA ARBorea	ARBUTUS UNEDO	ERICA MULTIFLORA
LIEUX DES PRÉLÈVEMENTS		MONTAGNAUD							
DATES DES PRÉLÈVEMENTS		2 juin 1935							
Poids de substance sèche dans 100 cc. de suc		18,60 gr.	41 7	9,24	47,9	49,45	40,85	21,30	46,24
Substances minérales	dans 100 cc. de suc	4 22 gr.	0,85	0,96	4,50	4,66	4,06	4,62	1,20
	dans 100 gr. de subst. sèche	6 55 gr.	7,27	40,38	8,38	8,67	9,76	7,60	6,57
Glucides en	dans 100 cc. de suc	0,635 gr.	0,35	0,22	0,45	0,42	0,31	0,58	0,42
	non réducteurs	0,095 gr.	0,455	0,06	0,06	0,04	0,07	0,05	0,04
gr. de glucose	dans 100 gr. de subst. sèche	3 44 gr.	2,98	2,38	2 51	2,45	2 85	2 72	2,58
	non réducteurs	0,48 gr.	4 67	0 65	0,34	0,25	0,65	0 23	0 25
Acides libres et demi-combinés (en gr. d'acide acétique)	dans 100 cc. de suc	1 63 gr.	0 93	1,41	4,45	0,93	0,87	1 17	0,84
	dans 100 gr. de subst. sèche	8 76 gr.	7 94	42,01	8,40	4 85	8 01	5,49	5,48
Substances azotées	dans 100 cc. de suc	0,470 gr.	4,45	0,95	0,465	0,445	0 110	0,160	0,120
	dans 100 gr. de subst. sèche	0 910 gr.	0,980	4,02	0,90	0,75	1,01	0 75	0,75
Pression osmotique		46 2 atm.	44,40	45,9	46,3	20,10	17,9	20,1	18 8

LIEUX DES PRÉLÈVEMENTS

DATES DES PRÉLÈVEMENTS

Poids de substance sèche dans 100 cc. de suc

Substances minérales

Glucides en

gr. de glucose

Acides libres et demi-combinés (en gr. d'acide acétique)

Substances azotées

Pression osmotique

Aux Pommettes une concentration plus forte du suc et un pourcentage plus élevé des substances minérales, dans les feuilles d'Arbutus Unedo, ont eu comme résultat une augmentation de la pression osmotique.

A la même date et au même moment le suc des feuilles d'*Arbutus Andrachne* s'est révélé un peu plus chargé en substances minérales et azotées aux « Pommettes » qu'à Mezouls. Par contre les autres substances sont, dans les échantillons prélevés aux « Pommettes » en quantité moindre que dans ceux récoltés à Mezouls. Il en résulte, malgré un pourcentage élevé des substances minérales et des substances azotées, une légère diminution du poids de la substance sèche pour le suc des feuilles originaires des « Pommettes », ainsi qu'une valeur plus faible pour la pression osmotique.

Chez Arbutus Andrachne, la légère augmentation, dans les échantillons prélevés aux « Pommettes », du contenu aqueux des cellules, et la diminution réelle des glucides et des acides, ont eu comme conséquence un abaissement de la pression osmotique.

Le suc foliaire d'*Erica arborea* s'est révélé le 30 avril très pauvre en substances dissoutes, et le poids de substance sèche est tombé à 11,9 pour 100 cc. de suc. La pression osmotique est également plus faible (15 atm., 8).

Or le rapport des constituants solubles à 100 gr. de substance sèche révèle, pour les acides et l'ensemble des glucides, un pourcentage très voisin et même légèrement supérieur à celui donné par le suc d'*Arbutus Unedo*. Le pourcentage des substances minérales et des glucides réducteurs est par contre un peu plus faible, mais l'ionisation doit être plus forte en raison de la plus grande richesse en eau.

Dès lors chez Erica arborea, et par comparaison avec Arbutus Unedo, il paraît plausible d'attribuer plus spécialement l'abaissement de pression osmotique à une plus grande hydratation des tissus.

Le 9 mai 1935 trois espèces furent étudiées simultanément à Murviel: *Arbutus Unedo*, *Erica arborea*, *Erica scoparia*.

Le suc foliaire d'*Erica arborea* et celui d'*Erica scoparia* se sont

révélés très pauvres en substance sèche. Cet appauvrissement trouve d'ailleurs son explication dans la faible teneur du suc en constituants cellulaires solubles pour un même volume.

Toutefois par rapport à un même poids de substance sèche, le suc d'*Erica arborea* est plus riche en glucides et surtout en acides que celui d'*Arbutus Unedo* ; il reste plus pauvre en substances minérales et en substances azotées. La légère diminution du pourcentage de ces deux groupes de substances paraît insuffisante pour expliquer l'écart de près de 4 atmosphères existant entre la pression osmotique des deux sucs de tissus.

Aussi, comme précédemment et toujours par comparaison avec *Arbutus Unedo*, l'abaissement de pression osmotique observé chez *Erica arborea* doit être attribué à une plus grande richesse en eau.

L'étude d'*Erica scoparia* est encore plus démonstrative à cet égard, puisque, par rapport au poids de la substance sèche le pourcentage de tous les constituants cellulaires solubles, sauf celui des substances azotées, est plus grand dans le suc de cette espèce que dans celui d'*Arbutus Unedo*, et cependant il y a un écart de 3 atmosphères entre les valeurs des deux pressions osmotiques. Toutefois, il est à noter que, par comparaison avec *Erica arborea*, la plus grande richesse en substances minérales du suc d'*Erica scoparia* s'est traduite par une légère augmentation de la valeur de la pression osmotique.

Le 2 juin 1935 (tableau 45), les quantités de substance sèche contenues dans 100 cc. de suc nous montrent que la concentration du suc de *Calluna vulgaris* est elle-même plus élevée que chez *Erica arborea*.

Il faut en chercher l'explication dans les quantités de substances minérales et d'acides qui sont nettement plus élevées dans le suc d'*Erica arborea* que dans celui de *Calluna vulgaris*, aussi bien par rapport à 100 cc. de suc que par rapport à 100 gr. de substance sèche.

Ainsi il faut attribuer l'écart de pression osmotique constaté entre *Erica arborea* et *Calluna vulgaris*, à la différence de richesse des sucs en acides et en substances minérales,

Le 22 juin 1933, le suc d'*Erica multiflora* se distingue de celui d'*Arbutus Unedo* par une concentration légèrement supérieure et par une richesse un peu plus grande en substances minérales. Tous les autres constituants cellulaires solubles sont par contre en quantité moindre dans le suc d'*Erica multiflora* qui a cependant une pression osmotique de 20 atm., 10 contre 16,3 pour *Arbutus Unedo*. L'écart est trop grand à notre avis pour être expliqué par les différences de concentration ou de teneur en substances minérales du suc.

A la même date, le suc d'*Erica arborea* s'est révélé beaucoup plus hydraté, mais l'abaissement de la pression osmotique est ici contrecarré par un pourcentage élevé des constituants cellulaires solubles par rapport au poids de la substance sèche.

Le 4 septembre 1933, le poids de la substance sèche et la teneur du suc en substances dissoutes sont nettement plus faibles chez *Erica multiflora* que chez *Arbutus Unedo*, et l'écart entre les pressions osmotiques des deux espèces est de 1 atm., 4.

Ces nouvelles recherches sur les suc foliaires confirment donc les résultats obtenus dans l'étude des feuilles; elles nous ont en effet montré, comme la théorie le laissait prévoir, que les variations de la pression osmotique d'un suc végétal ne sont que les résultantes des perpétuelles variations de l'eau et des constituants cellulaires solubles; ces variations étant elles-mêmes sous la dépendance des conditions microclimatiques.

Parmi les constituants cellulaires solubles, les substances minérales et les glucides jouent, semble-t-il, le rôle le plus important, mais selon l'espèce et l'époque, ce seront les variations de l'un ou de l'autre de ces groupes de substances, ou encore celles de l'eau qui imprimeront son allure à la courbe de pression osmotique.

..

Nos recherches sur la pression osmotique des Ericacées nous montrent que :

1° Les variations journalières de la pression osmotique sont plus importantes en été qu'en hiver. La courbe passe en général par un maximum à midi, mais le soir la valeur de la pression

osmotique est toujours plus élevée que le matin. Les corps en dissolution, en particulier les substances minérales et les glucides jouent un rôle important dans ces variations.

Les fluctuations journalières de la pression osmotique sont donc, chez les Ericacées étudiées, en rapport avec les facteurs microclimatiques qui agissent en modifiant la teneur du suc en substances dissoutes, et aussi, semble-t-il, en influençant le degré d'hydratation des tissus.

Cependant, malgré les conditions stationnelles, les oscillations de la pression osmotique, au cours de la journée, sont toujours plus faibles dans les feuilles d'*Erica multiflora* que dans les feuilles d'*Arbutus Unedo* et d'*Arbutus Andrachne*.

2. Les courbes saisonnières que nous avons obtenues au cours de deux cycles annuels d'expériences nous permettent d'affirmer que ces courbes conservent, pour une espèce déterminée, la même allure chaque année.

Les modalités observées d'une année à l'autre sont dues à des variations dans la marche des facteurs climatiques. L'étude comparative des données météorologiques montre en effet que les courbes de pression osmotique sont *l'image fidèle des particularités climatiques de l'année*.

Il serait hautement désirable que des courbes saisonnières de pression osmotique fussent établies, dans des contrées plus septentrionales, pour *Erica cinerea* ou pour toute autre espèce dont les variations annuelles de pression osmotique sont connues pour la région méditerranéenne. Il est à prévoir que la courbe aurait une allure différente, dans les deux régions, en accord avec le climat.

D'ailleurs les courbes de pression osmotique de nombreuses espèces méditerranéennes à feuilles persistantes, diffèrent des courbes obtenues pour d'autres espèces à feuilles persistantes, en particulier aux environs de Paris par M^{me} Monnier-Dumont.

Tandis que le maximum annuel de pression osmotique est atteint *en hiver* dans les régions septentrionales, ce maximum est atteint *en été* sous le climat méditerranéen.

Dans les régions septentrionales, la pression osmotique augmente régulièrement du début de l'été jusqu'en hiver.

Chez les espèces du Languedoc méditerranéen, les pluies de septembre entraînent une chute brusque de la pression osmotique, chute d'autant plus accusée que l'enracinement est plus superficiel. Au début de l'hiver on assiste à une nouvelle ascension de la courbe de pression osmotique.

L'influence du climat général se révèle donc considérable sur l'allure des courbes de pression osmotique des végétaux.

3. L'étude des variations stationnelles nous a montré de plus toute l'influence des facteurs microclimatiques sur la valeur de la pression osmotique et sur les détails des courbes saisonnières.

Ainsi donc, par des voies différentes, nous arrivons aux mêmes résultats que BRAUN-BLANQUET (1933) dans ses dernières recherches sur les rapports de la pression osmotique avec le « milieu ».

Dans la nature, aussi bien qu'au laboratoire, il est indispensable d'éliminer toutes les causes d'erreur secondaires si l'on veut obtenir des résultats comparables.

Aussi lorsqu'on veut étudier la courbe annuelle de pression osmotique d'une espèce, est il indispensable d'effectuer les prélèvements par journées bien représentatives de l'époque, et de choisir, comme le conseille BRAUN-BLANQUET, le végétal dans l'association naturelle réalisant pour lui « l'optimum des conditions biologiques favorables à son développement ».

Certaines espèces dites « caractéristiques » ne trouveront ces conditions réalisées que dans une seule association : *leur association*, d'autres, au contraire, moins spécialisées et moins exigeantes, se plairont dans plusieurs associations. Lorsqu'on les étudiera, il sera indispensable de choisir une association déterminée et d'y effectuer toutes les expériences.

RESUMÉ ET CONCLUSIONS.

Après une étude anatomique et morphologique des Ericacées du Bas-Languedoc, nous avons suivi chez certaines d'entre elles, de mois en mois depuis juin 1934 jusqu'à juin 1935, les variations des principaux constituants cellulaires : eau, matières minérales, glucides, acides, substances azotées. Simultanément, nous avons étudié la transpiration de ces végétaux puis la résistivité, le pH et la pression osmotique du suc extrait des tissus foliaires.

L'étude morphologique et anatomique nous a permis de retrouver, chez les Ericacées languedociennes, la xérophilie primitive de ces végétaux. Cependant les espèces du genre *Erica* se sont révélées beaucoup plus xériques que celles du genre *Arbutus*.

Dans un même genre, les espèces étudiées sont très semblables entre elles, aussi bien par la morphologie que par la structure anatomique.

Les recherches écologiques et physiologiques font ressortir l'influence prépondérante du milieu sur le métabolisme de nos Ericacées.

Les rapports avec l'ambiance se sont révélés particulièrement nets pour l'intensité de la transpiration et les variations de la quantité d'eau dans les tissus, mais l'apport de substances minérales, la formation des glucides et des acides gras, la teneur des feuilles en azote protéique et en azote soluble sont également en relation avec les conditions climatiques et microclimatiques.

Le taux des constituants cellulaires varie avec la saison, la station et même au cours de la journée.

L'hiver relativement doux de la région languedocienne, sans gelées sérieuses, ne fait que ralentir l'activité physiologique des végétaux étudiés, sans leur faire subir de crise vraiment importante, et nous avons insisté, au cours de ce travail, sur l'intensité encore assez forte de la transpiration en hiver.

A cette saison les glucides solubles et les acides augmentent, tandis qu'au contraire les substances minérales et les substances azotées diminuent, sauf cependant chez *Erica multiflora*.

Au printemps, et plus particulièrement au mois de mai, on assiste, en raison de la poussée de la végétation, à une augmentation de l'eau, des acides et des substances azotées dans les feuilles. Les substances minérales et les glucides par contre diminuent.

L'été chaud et sec est ici la période critique pour la végétation.

A ce moment, chez les espèces étudiées dans le sous-bois, c'est-à-dire chez *Erica aborea*, *Erica scoparia*, *Arbutus Unedo* *Arbutus Andrachne* la quantité d'eau diminue dans les feuilles, par suite d'une forte transpiration qui se continue tout l'été. Mais sur les collines découvertes de Fontfroide, sans doute en raison de la sécheresse particulière du sol à ce moment, *Erica multiflora* voit au contraire en août, sa transpiration diminuer d'intensité, si bien que la quantité d'eau dans les feuilles ne s'abaissera qu'en septembre à la fin de la période de sécheresse. Des recherches complémentaires nous ont montré que c'était là un phénomène assez fréquent chez les espèces ligneuses de plein soleil.

En été, le taux des glucides et celui des substances minérales augmentent très nettement, tandis qu'au contraire les substances azotées diminuent.

En automne, après les fortes précipitations du mois d'octobre, la proportion d'eau s'élève dans les feuilles des végétaux étudiés, mais à un degré variable suivant l'enracinement des espèces. C'est ainsi que chez les Arbousiers à enracinement profond, le phénomène est moins intense que chez les autres Ericacées à enracinement plus superficiel.

L'étude des variations stationnelles nous a montré que c'est d'ordinaire chez les végétaux situés dans leurs associations naturelles que la teneur en eau des feuilles est la plus élevée, et que d'une façon générale l'association préférée réalise bien, comme l'a trouvé BRAUN-BLANQUET par une voie différente, l'optimum de

conditions biologiques favorables au développement de l'individu.

Il ressort des variations journalières que c'est en été que les fluctuations sont les plus importantes pour le taux des substances minérales et des glucides ; le minimum est alors atteint à la fin de la journée, et non pas à midi comme en hiver et au printemps.

L'étude du milieu cependant ne saurait tout expliquer et nous avons dû tenir compte parfois, pour interpréter les variations du taux des substances dissoutes, d'autres facteurs et en particulier de la floraison, dont la préparation provoque une migration de certains corps dissous. L'intensité du phénomène est d'ailleurs plus forte en raison de la masse considérable de fleurs par rapport aux feuilles, chez les espèces appartenant au genre *Erica* que chez les espèces du genre *Arbutus*. De même nous avons pu contrôler, au cours de l'étude des variations spécifiques, que les végétaux réagissaient différemment aux changements des conditions externes.

Ces variations incessantes des constituants cellulaires ont des répercussions plus ou moins nettes sur la résistivité, le pH , la pression osmotique.

C'est ainsi qu'en hiver, nos recherches nous ont révélé une augmentation de la conductibilité avec le froid ; cette augmentation est plus importante chez les Ericacées sub-méditerranéennes que chez les Ericacées eu-méditerranéennes. Le froid, par contre, ne paraît pas assez important dans la région languedocienne pour modifier, d'une façon sensible, les valeurs du pH .

Pour la pression osmotique nos expériences, poursuivies pendant deux cycles annuels (1933, 1934-35), nous permettent d'affirmer que les courbes saisonnières conservent, pour une espèce déterminée, la même allure chaque année. Les modalités observées d'une année à l'autre sont dues à des variations dans la marche des facteurs climatiques.

Chez les végétaux soumis au climat méditerranéen, et nous sommes en cela d'accord avec WALTER et BRAUN-BLANQUET, le maximum de pression osmotique est atteint en été et non pas en hiver comme chez les espèces des régions plus septentrionales.

L'étude des variations stationnelles nous a montré non seulement l'influence des facteurs microclimatiques, mais également celle de « l'association » sur la valeur de la pression osmotique.

Quant aux variations journalières, elles sont plus importantes en été qu'en hiver. La courbe passe en général par un maximum à midi, mais le soir les valeurs sont toujours plus élevées que le matin.

L'étude comparative de la pression osmotique et des constituants cellulaires nous a permis de mettre en évidence les causes déterminantes des variations que subit la pression osmotique, et de montrer que ce sont tour à tour les fluctuations de la quantité d'eau ou au contraire celles des substances dissoutes qui commandent ces variations. Parmi les corps en dissolution, les substances minérales et les glucides solubles paraissent bien jouer le rôle le plus important.

Cependant, dans certains cas, les méthodes chimiques d'analyse se sont révélées incapables d'éclaircir le problème des fluctuations de la pression osmotique.

Toutes ces données, morphologiques, anatomiques, écologiques et physiologiques, permettent de classer en trois groupes les *Ericacées* languedociennes :

a) *Erica multiflora* caractérisée par une forte concentration de son suc foliaire, due beaucoup plus à une faible teneur en eau des tissus qu'à un taux élevé des substances en solution.

L'allure des variations saisonnières de la pression osmotique et des constituants cellulaires est très uniforme, malgré l'enracinement assez superficiel de cette espèce.

Sa transpiration relativement importante en hiver, augmente rapidement au printemps et au début de l'été, puis diminue ensuite en juillet et août avec la sécheresse estivale.

Erica multiflora, espèce eu-méditerranéenne, paraît donc parfaitement adaptée physiologiquement aux exigences du climat méditerranéen, et il n'est pas étonnant qu'on la rencontre encore dans les parties sèches de la Tunisie.

Ce végétal se révèle comme une plante profondément xérique et sur ce point il y a accord parfait entre la morphologie, l'ana-

tomie, la physiologie et la répartition géographique. Si l'on se rappelle de plus que le genre *Erica* est originaire du Cap, nous voyons que le caractère héréditaire de xérophilie a été maintenu chez *Erica multiflora*.

b) Groupe *Erica arborea*-*Erica scoparia*, caractérisé malgré l'aspect xérique de ces végétaux, par une forte teneur en eau des tissus.

Les courbes saisonnières des variations dans les tissus de l'eau et des constituants cellulaires solubles, les courbes de la pression osmotique, subissent des écarts bien plus considérables que chez *Erica multiflora*, et cependant ces espèces ont été étudiées dans un sous-bois tandis qu'*Erica multiflora* était choisi dans un endroit parfaitement ensoleillé. Le maximum de pression osmotique, en particulier, est plus accusé durant la période estivale.

En raison des différences de conditions microclimatiques, la transpiration de ces végétaux est plus faible que celle d'*Erica multiflora*; elle atteint son maximum d'intensité en été.

Le suc foliaire de ces végétaux se distingue de celui des autres espèces étudiées par une forte acidité et des valeurs élevées pour la résistivité.

c) Groupe *Arbutus Unedo*-*Arbutus Andrachne*, proche du précédent. Toutefois la richesse du suc en constituants cellulaires solubles est d'ordinaire plus élevée. Les valeurs de la résistivité et du pH sont plus faibles.

L'enracinement plus profond de ces deux espèces les met à l'abri des grandes fluctuations; en particulier pour la pression osmotique, leur réaction estivale est minime.

Ainsi *Erica arborea* et *Erica scoparia* sont plus proches, par leur comportement physiologique, du groupe *Arbutus* que d'*Erica multiflora*, et cependant nous avons vu combien étaient semblables la morphologie et l'anatomie des trois espèces appartenant au genre *Erica*.

Erica arborea et *Erica scoparia* essentiellement xérophiles par la morphologie et l'anatomie, sont donc presque mésophiles

par leur physiologie. Chez ces deux espèces, nous constatons un *désaccord* entre les manifestations de l'hérédité, qui sont nettement marquées dans la morphologie et l'anatomie, et l'action du milieu qui est actuellement prédominante sur le métabolisme cellulaire.

Mais en outre, cette communauté de comportement physiologique des deux derniers groupes permet d'expliquer pourquoi dans la région languedocienne *Erica arborea*, *Erica scoparia* et *Arbutus Unedo* sont souvent réunis dans la même association. Ceci nous explique encore les possibilités de dispersion d'*Erica arborea* et d'*Erica scoparia* qui, malgré leur xéromorphie accusée, sont cependant des espèces sub méditerranéennes, tout comme *Arbutus Unedo* dont les feuilles lauriformes ont un aspect presque mésophile.

Nous pouvons dès lors généraliser les conclusions que nous formulons déjà après l'étude de la pression osmotique et dire qu'il est indispensable, lorsqu'on étudie les variations saisonnières des constituants cellulaires ou d'une fonction physiologique quelconque, d'éliminer les causes d'erreur secondaires, en opérant par journées bien représentatives de l'époque et de choisir le végétal dans l'association naturelle qui « réalise pour lui l'optimum de conditions biologiques favorables à son développement ».

Enfin nos recherches nous permettent de conclure qu'il peut exister, à l'intérieur d'une même association végétale, différents groupes de plantes à même comportement physiologique, souvent sans rapport avec la parenté morphologique et systématique.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDROV (W.G.) (1927). — Ueber die Transpirationsintensität der Pflanzen. *Ber. d. deutschen bot. Gesell.*, II. Bd. 45, 67.
- ANDRÉ (G.) (1900). — Sur les transformations chimiques qui se passent pendant l'évolution du bourgeon. *C.R. Ac. Sc.*, CXXXI, p. 1222.
- ANDRÉ (G.) (1906). — Etude des variations de l'azote et de l'acide phosphorique dans les suc d'une plante grasse. *C.R. Ac. Sc.*, CXLII, p. 902.
- ANDRÉ (G.) (1909). — Sur l'élaboration de la matière azotée dans les feuilles des plantes vivaces. *C.R. Ac. Sc.*, CXLVIII, p. 1685.
- ANDRÉ (G.) (1914). — Sur le développement du bourgeon chez une plante vivace. *C.R. Ac. Sc.*, CLVIII, p. 1517.
- ASTRUC (A.) (1903). — Recherches sur l'acidité végétale. Thèse. Doct. Sc., Paris.
- AUBERT (1892). — Recherches physiologiques sur les plantes grasses. Th. Doct. Sc., Paris.
- BAILLON (1876). — Histoire des plantes. Hachette, édit., Paris.
- BHARUCHA (F.) (1933). — Etude écologique et phytosociologique de l'association à *Brachypodium ramosum* et *Phlomis lychnitis* des garigues languedociennes. *Comm. n° 18 de la Station Internat. Géobot. Méditerranéenne et Alpine (S.I.G.M.A.)*. Montpellier.
- BOIS (1928). — Les plantes alimentaires. Lechevalier, édit., Paris, t. II.
- BOISSIER (E.) (1875). — Flora orientalis. Georg, édit., Genève, t. III.
- BONNIER et LECLERC DU SABLON (1901). — Cours de botanique. Dupont, édit. Paris, t. I, p. 1050.
- BOTAZZI (1910-1911). — Das Cytoplasma und die Körpersäfte. *Handb. d. vergleichenden Physiologie*.
- BOURQUELOT (Em.) et M^{lle} FICHTENHOLZ (A.) 1913). — Application de la méthode biochimique à la recherche du saccharose et des glucosides dans quelques Ericacées. *Journ. Pharm. et Chim.*, 7 série, t. 8, p. 158.
- BRAUN-BLANQUET (J.) (1926). — Empetraceae und Ericaceae, in *Flora von Mittel-Europa*, Lehmann, Verlag. München,

- BRAUN-BLANQUET (J.) und WALTER (H.) (1931). — Zur Oekologie der Mediterranpflanzen. *Comm. n° 8, S.I.G.M.A., Montpellier.*
- BRAUN-BLANQUET (J.) (1932). — Plant Sociology, the study of plant communities. trad. Fuller (C.) et Conard (H.). New-York and London.
- BRAUN-BLANQUET (J.) et PAVILLARD (J.) (1928). — Vocabulaire de Sociologie végétale, 3^{me} édit., Montpellier.
- BREITFELD (1888). — Der anatomische Bau der Blätter der Rhododendroideae in Beziehung zu ihrer systemat. Gruppierung und geogr. Verbreitung. *Englers Botan. Jahrb.* Bd. 9.
- BRONNER (M^{lle} A.-M.) (1934). — Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal. III. — La respiration de tissus foliaires formés à des intensités lumineuses différentes, *Rev. gén. de Bot.*, t. XLVI, p. 641.
- CHAPTAL (L.) (1928). — Les caractéristiques du climat de Montpellier. *Bull. Soc. languedocienne de Géographie*, 1-30.
- CHODAT (F.) (1931). — Influence de la lumière sur la transpiration végétale. *Comptes rendus des séances de la Soc. de Phys. et Hist. nat. de Genève*. Vol. 48, n° 4.
- COMBES (R.) (1924). — Migration des substances azotées pendant le jaunissement des feuilles des arbres. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXIV, p. 43-48.
- COMBES (R.) (1926). — Emigration des substances azotées des feuilles vers les tiges et les racines des arbres. *Rev. gén. de Bot.*, t. XXXVIII-XXXIX, pp. 430, 510, 563, 632, 673.
- COMBES (R.) et ECHEVIN (R.) (1926). — Variations des matières organiques, des matières minérales et, en particulier, du calcium dans les feuilles des arbres, au cours du jaunissement automnal. *C.R. Ac. Sc.*, t. CLXXXII, p. 1557.
- COMBES (R.) (1927). — Absorption et migration de l'azote chez les plantes ligneuses. *Ann. de phys. et de physicochimie biol.*, t. III.
- COMBES (R.) et ECHEVIN (R.) (1927). — Vitesse de l'émigration automnale des substances azotées des feuilles vers les tiges chez les plantes ligneuses. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXV, p. 1060.
- COMBES (R.) et PINEY (R.) (1928). — Protéolyse et protéogénèse chez les plantes ligneuses au cours de la période active de végétation. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXVII.
- COMBES (R.) (1929). — Protéolyse et protéogénèse chez les plantes ligneuses au début de la période active de végétation, *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVIII, p. 79.

- COMBES (R.) et PINEY (R.) (1929). — Protéolyse et protégénèse chez les plantes ligneuses au cours de l'été et de l'automne. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXVIII, p. 942.
- COMBES (R.) (1934). — Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal. I. — Le métabolisme des substances azotées chez une plante ligneuse développée en atmosphère chaude et humide. *Rev. gén. de Bot.*, t. XLIV, p. 513.
- CONSTANTINESCU (E.) (1934). — Die Kältefestigkeit verschiedener Wintergersten. *Z. Züchtg.: A Pflanzenzüchtg.* Bd 19. Heft 3, p. 439.
- COSTE (H.) (1901). — Flore de France. Klincksieck, édit., Paris, t. I.
- COURCHET (L.) (1898). — Traité de Botanique, t. II, Paris. Ed. Baillière et fils.
- Dictionnaire des Sciences naturelles, t. II (1816), Le Normant, édit., Paris.
- DOULIOT (1889). — Recherches sur le Périderme. *Ann. Sc. nat. Bot.*, série 7, t. X, p. 373.
- FIRBAS (F.) (1931). — Die Wirkung des Windes auf die Transpiration. *Ber. d. deutschen bot. Gesell.* Bd XLIX, 9.
- FIRBAS (F.) (1932). — Ueber die Ausbildung des Leitungssystems und das Verhalten der Spaltöffnungen im Frühjahr bei Pflanzen des Mediterrangebietes und der tunesischen Steppen und Wüsten. *Comm. n° 12, S. I. G. M. A.* Montpellier.
- FREY (A.) (1923). — Les formes cristallines de l'oxalate de calcium dans les plantes et les causes qui déterminent ces formes. *Soc. Ph. et Hist. nat. Genève*, t. XL, p. 8.
- GÉRARDIN et DESVAUX (1817). — Dictionnaire raisonné de Botanique.
- GIROUX (J.) (1934). — *Erica multiflora* L. — Etude anatomique, chimique et écologique. *Comm. n° 27, S. I. G. M. A.* Montpellier.
- GRIS (1870). — Anatomie comparée de la moelle dans les Ericinées. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. XVII, p. 11.
- GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.) (1933). — Traité de Cytologie végétale. Le François, édit., Paris.
- HARDER (R.), FILZER (P.) und LORENZ (A.) (1933). — Notizen über Evaporation und Transpiration in der Algerischen Wüste bei Beni-Unif. *Flora oder Allgemeine Bot. Ztg.*
- HEGI (Gust.) (1926). — Illustrierte Flora von Mittel Europa, p. 1602. Lehmann, Verlag. München.
- HUBER (Br.) (1927). — Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. *Ber. d. deutschen bot. Gesell.* Bd. XLV, H. 9.

- ILJIN (W. S.) (1927). — Ueber die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasma der vegetativen Pflanzenzellen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 66, H. 5.
- ILJIN (W. S.) (1929). — Der Einfluss der Standortsfeuchtigkeit auf den osmotischen Wert bei Pflanzen. (Influence du degré hygrométrique sur la pression osmotique chez les plantes). *Planta*, t. 7, 45.
- ILJIN (W. S.) (1932). — Variations du contenu en sels des plantes sur des terrains différents. *Bot. Centralbl.*, Bd. L.
- IVANOFF (L.) (1928). — Ueber die Transpiration der Holzgewächse im Winter. *Ber. d. deutschen Bot. Gesell.* Bd. 42.
- IVANOFF (L.) (1928). — Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. *Ber. d. deutschen Bot. Gesell.* Bd. 46, 306.
- JIMBO TADAO (1932). — On the daily fluctuations of the osmotic value in plants. *Sc. rep. Tohoku Imp. Un.*; VII, pp. 500-510.
- JUILLET (A.) et ALLEMANDET (M^{lle} N.) (1935). — La Roquette blanche des vignes. *Diplotaxis erucoides* D. C. *Bull. Soc. dép. d'encour. à l'agric. de l'Hérault*, 42^e année, n° 499, p. 127.
- KAMP (H.) (1930). — Untersuchungen über den Kutikularbau und kutikulare Transpiration bei Blättern. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 72, 403.
- KAWALIER (1852). — Ueber die Blätter von *Arctostaphylos Uva-Ursi* Spreng. *Lieb. Ann.*, t. 84, 356.
- KILLIAN (Ch.) (1932). — Recherches écologiques sur les fluctuations saisonnières de la transpiration chez les végétaux du climat méditerranéen. *Bull. Soc. Bot. de France*, 79, 460.
- KILLIAN (Ch.) (1935). — Etudes écologiques sur les fluctuations de la pression osmotique chez des psammophytes et quelques halophytes algériens. *Ann. Physiol. et de Physicochimie biologique*, t. XI, n° 1, p. 70.
- KILLIAN (Ch.) et FAUREL (L.) (1935). — Recherches écologiques sur la forme d'ombre et la forme de soleil du *Pistacia Lentiscus* L. *Rev. gén. Bot.*, t. 47, p. 593.
- LAPICQUE (L.) (1921). — Sur la pression osmotique des algues marines. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LXXXV, p. 205.
- LECLERC DU SABLON (1909). — Sur la signification du dégagement de vapeur d'eau par les plantes. *Rev. gén. Bot.*, t. XXI, p. 295.
- LECLERC DU SABLON (1920). — Le rôle de l'Osmose en Biologie. Flammarion, édit., Paris.
- LINK (1824). — *Elementa Philosophiae Botanicac.* Hand und Spener édit., Berlin.

- LORET (H.) et BARRANDON (A.) (1887). — Flore de Montpellier. Paris, Ed. Masson.
- LJUNGSTRÖM (E.) (1883). — Bladets Bygnad inom Familgen Ericineae I, Ericaceae. — *Lunds Universitets Arskrift*, t. XIX.
- MATTHEWS (J. R.) et KNOX (E. M.) (1925-26). — The comparative morphology of the stamen in the Ericaceae. (Morphologie comparée de l'étamine dans les Ericacées). *Proc. Bot. Soc. Edimbourg*, t. 29, fasc. 3, pp. 243-281.
- MAXIMOV (N. A.) (1926). — Bases physiologiques de la résistance des plantes à la sécheresse. *Travaux de botanique et de sélection expérimentale*. Leningrad, pp. 1-436.
- MAXIMOV (N. A.) (1929). — The plant in relation to water. Ed. by Japp, London.
- MAXIMOV (N. A.) (1930). — A Textbook of Plant physiology. Murneek and Harvey édit. 1-381, fig. 152. London.
- MAXIMOV (N. A.) (1931). — The physiological significance of the xero-morphic structure of plants. *Journ. of Ecology*, vol. XIX, n° 2.
- MEIER (H.) (1934). — L'Ecologie des plantes rupestres (Chasmophytes) du Languedoc pendant la période de grande sécheresse d'été, pp. 1-11, 3 fig. *Commun. n° 29, S. I. G. M. A.*, Montpellier.
- MERAT (F. V.) et DE LENS (A. J.) (1829). — Dictionnaire universel de Matière médicale et de Thérapeutique générale. Baillière, édit., Paris.
- MEUNIER (A.) (1933). — Contribution à l'étude des glucides dans quelques espèces indigènes du genre Lathyrus (Papilionacées). Th. Doct. Sc. Nancy.
- MOLLIARD (M.) (1933). — Nutrition de la plante. Echanges d'eau et de substances minérales. Paris.
- M^{me} MONNIER-DUMONT (1932). — Etude de la concentration des liquides cellulaires végétaux. Variations saisonnières de cette concentration. Th. Doct. Sc., Paris.
- MOREAU (M^{me} M.) (1935). — Le métabolisme des substances azotées chez une plante herbacée développée à des intensités lumineuses différentes. *Rev. gén. de Bot.*, t. 47.
- MORI (A.) (1877). — Sulla struttura delle foglie delle Ericaceae. *Nuovo Giornale Botanico italiano*, p. 153.
- MORI (A.) (1883). — Ancora sulla struttura delle foglie delle Ericaceae. *Nuovo Giornale Botanico italiano*, p. 278.
- MOTHES (1932). — Ernährung. Struktur. Transpiration: ein Beitrag

- zur kausalen Analyse der Xeromorphosen. *Biol. Zentralbl.*, III, p. 193-223.
- MUDRA (A.) (1932). — Zur Physiologie der Kälteresistenz des Winterweizens. *Planta*, t. 18, p. 435.
- NIEDENZU (1890). — Ueber den anatom. Bau der Laubblätter der Arbutioideæ und Vacciniodeæ usw. *Engler's Botan. Jahrb.*, Bd. XI.
- PANCHAUD (M^{lle} J.) (1934). — Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal. II. — L'absorption de la matière minérale et l'élaboration de la matière organique chez une plante herbacée développée à des intensités lumineuses différentes. *Rev. gén. de Bot.*, t. XLVI, p. 586.
- PAVILLARD (J.) (1935). — Eléments de sociologie végétale (Phytosociologie). Hermann édit. Paris.
- PELTRISOT (C.) (1904). — Développement et structure de la graine chez les Ericacées. Th. Doct. Sc. Paris.
- PISEK (A.) und CARTELLIERI (E.) (1932). — Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. I. Sonnenpflanzen, II. Schattenpflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. LXXV. H. 5, p. 643.
- SAMUELSSON (1913). — Etude sur l'histoire de l'évolution des fleurs de quelques types de Bicornes. *Svensk. Bot. Tidskrift. (Revue suédoise de botanique)*, Bd. 7, Heft. 2.
- SEYBOLD (A.) (1929-1930). — Die pflanzliche Transpiration, I und II, *Ergebnisse d. biol. Gesell.*
- SEYBOLD (A.) (1931). — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Transpirationsanalyse, *Planta, Archiv. f. wiss. bot.* Bd. 13 et 14.
- SCHRATZ (E.) (1931). — Zum Vergleich der Transpiration xeromorpher und mesomorpher Pflanzen. *The Journ. of Ecology*. Vol. XIX, n° 2.
- SCHRATZ (E.) (1932). — Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Transpiration und Blattstruktur. *Planta*, Bd. 16, 17.
- SION (J.) (1934). — La France méditerranéenne. Colin édit., Paris.
- SOLOVSKI-IRTEL (E.). — L'élément induit et l'élément autonome dans le rythme des mouvements des stomates chez *Impatiens Sultani* Hooker. Thèse, Genève, 1934.
- SOROCEANU (E.) (1936). — Recherches phytosociologiques sur les pelouses mésoxérophiles de la plaine languedocienne (*Brachypodium phoenicoides*), p. I-250. *Comm.*, n° 41, *S. I. G. M. A* Montpellier,

- STEINER (Max.) (1934). — Zum Chemismus der osmotischen Jahres-Schwankungen einiger immergrüner Holzgewächse. *Jahrb. für wiss. Bot.*, Bd. LXXVIII, p. 564.
- STOCKER (O.) (1929). — Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgrösse. *Ber. d. deutschen bot. Gesell.* Bd. XLVII, H. 2.
- STOCKER (O.) (1931). — Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. I. Untersuchungen an der arktischen Baumgrenze in Schwedisch Lappland. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. LXXV, H. 3, Leipzig.
- STOCKER (O.) (1931). — II. Untersuchungen in der ungarischen Alkalistepe. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. LXXVIII, 45.
- SZYMKIEWICZ (D.) (1933). — Recherches écologiques. I. Capacité transpirationnelle. II. La détermination quantitative du xérisme *Cosmos F.* LVII, n° 3, Lwow.
- TSCHIRCH (A.) (1935). — Handbuch der Pharmakognosie. Zweite Abteilung. Leipzig.
- TOURNEFORT (1694). — *Eléments de botanique ou méthode pour connaître les plantes.* Imprimerie royale, Paris.
- VAN TIEGHEM et DOULIOT (1888). — Origine des radicules des Dicotylédones. *Ann. Sc. nat. bot.* série 7, t. VIII, p. 224.
- VAN TIEGHEM et DOULIOT (1888). — Sur le réseau sus-endodermique de la racine chez les légumineuses et les Ericacées. *Ann. Sc. nat. bot.*, série 7, t. VIII, p. 273.
- VESQUE (J.) (1885). — Caractère des principales familles gamopétales, tirés de l'anatomie de la feuille. *Ann. Sc. nat. bot.*, t. 7, série I.
- VOLK (O. H.) (1934). — Ein neuer für botanische Zwecke geeigneter Lichtmesser *Ber. d. deutschen Bot. Gesell.* B. LII. H. 4.
- WALTER (H.) (1931). — Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologische Bedeutung. Jena.
- ZALENSKI (V.) (1904). — Materials for the study of the quantitative anatomy of different leaves of the same plant. *Memoir. Polytechn. Inst. Kiev.*, 4-1.
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	VII
-------------------	-----

PREMIERE PARTIE

MORPHOLOGIE

CHAPITRE PREMIER. — <i>Caractères des genres Erica et Arbutus..</i>	3
Le genre Erica L. — « Bruyère ».....	3
Le genre Arbutus L. — « Arbousier ».....	7
CHAPITRE II. — <i>Caractères des Ericacées languedociennes..</i>	10
A. — Espèces appartenant au genre Erica	10
Erica arborea L. — « Bruyère arborescente ».....	13
Erica scoparia L. — « Bruyère à balais ».....	16
Erica cinerea L. « Bruyère cendrée, Bucane, Bré- geotte ».....	18
B. — Espèces appartenant au genre Arbutus.....	20
Arbutus Unedo L. — « Arbousier commun, Arbre aux fraises, Arbous en languedocien ».....	20
Arbutus Andrachne L. — « Andrachné ».....	24

DEUXIEME PARTIE

ANATOMIE DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF

CHAPITRE PREMIER. — <i>Caractères anatomiques des genres Erica et Arbutus.....</i>	31
Genre Erica	32
Genre Arbutus.....	33
CHAPITRE II. — <i>Caractères spécifiques des Ericacées languedo- ciennes.....</i>	34
Espèces appartenant au genre Erica.....	34
Racine.....	34
Tige.....	40
Feuille.....	46
Espèces appartenant au genre Arbutus.....	49
Racine.....	49
Tige.....	53
Feuille.....	58

TROISIÈME PARTIE

RECHERCHES ÉCOLOGIQUES ET PHYSICO-CHIMIQUES

CHAPITRE PREMIER. — <i>Le milieu</i>	65
Conditions édaphiques.....	65
Conditions climatiques.....	66
Conditions microclimatiques.....	72
CHAPITRE II. — <i>Variations des principaux constituants cellulaires</i>	73
A. — L'eau.....	74
I. — Etude des feuilles (organes entiers)....	74
II. — Etude du suc de tissus.....	80
Transpiration.....	81
B. — La substance minérale.....	105
I. — Etude des feuilles (organes entiers)....	105
II. — Etude du suc de tissus.....	117
Conductibilité des sucs de tissus.....	119
C. — La substance organique.....	124
Glucides.....	124
Acides libres et demi-combinés.....	135
Substances azotées.....	141
I. — Etude des feuilles (organes entiers)....	141
II. — Etude du suc de tissus.....	156
Etude du pH des sucs de tissus.....	157
Pression osmotique.....	158
Méthode Walter.....	159
Méthode Lapicque dite « du Bouillon ».	162
Résultats.....	165
Relations entre les variations de la pression osmotique et celles des constituants cellulaires dans les sucs de tissus.....	185
Résumé et Conclusions.....	193
Bibliographie.....	199
Table des matières.....	207

DEUXIÈME THÈSE

Proposition donnée par la Faculté

LA FERMENTATION ALCOLIQUE

Vu et approuvé :

Paris, le 29 janvier 1936.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Ch. MAURAIN.

Vu

et Permis d'imprimer

**Le Recteur de l'Académie
de Paris**

S. CHARLÉTY.

